

Tesis Doctoral

Oscilaciones no lineales en canto de aves

Alonso, Leandro Martín

2012

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Alonso, Leandro Martín. (2012). Oscilaciones no lineales en canto de aves. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Alonso, Leandro Martín. "Oscilaciones no lineales en canto de aves". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2012.



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Física

Oscilaciones no lineales en canto de aves

Tesis para optar por el título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires
en el área de Ciencias Físicas

Leandro Martín Alonso

Director de tesis: Dr. Gabriel B. Mindlin

Consejero de estudios: Dr. Juan Pablo Paz

Lugar de trabajo: Laboratorio de sistemas dinámicos, Departamento de Física.

Buenos Aires, 2012

Resumen

Las instrucciones motoras en aves son el emergente de la actividad de miles de neuronas. En el cerebro del ave, estas neuronas se encuentran agrupadas en núcleos de miles de unidades, y estos núcleos están a su vez conectados formando lo que se denominan *arquitecturas neuronales*. Existen numerosos experimentos que determinan, en alguna medida, las funcionalidades y conexiones de estas arquitecturas. Las aves emiten vocalizaciones complejas y existe evidencia a favor de que este comportamiento es aprendido. La posibilidad de entender como un cerebro se reconfigura para lograr un objetivo determinado, como es imitar el canto del tutor, puede tener relevancia en varias áreas de la ciencia. Para emitir las vocalizaciones, el ave debe controlar un delicado aparato vocal, la sirínge. Las instrucciones motoras que controlan la sirínge son el objeto de este trabajo.

Actualmente contamos con una teoría bien establecida para control motor en canto de aves. En este trabajo proponemos una teoría alternativa y se expone la manera en la que llegamos a ella por caminos independientes. La primera, se sustenta en observaciones de actividad neuronal al nivel de unidades individuales. Nuestra propuesta por otro lado, se construye a partir de observaciones de carácter macroscópico, como son los gestos motores en el canto de aves.

En este trabajo mostramos que la dinámica de un conjunto grande de unidades excitables puede capturarse por ecuaciones dinámicas de baja dimensión. Estas ecuaciones a su vez, tienen algunas características comunes con modelos fenomenológicos propuestos para poblaciones de neuronas y establecen de alguna manera, una conexión entre estas dos escalas. Estas ecuaciones pueden explicar la diversidad, morfología y organización temporal de los gestos motores de canarios con un buen grado de precisión. Las

características matemáticas de estas ecuaciones están presentes en muchos modelos compatibles con los datos fisiológicos.

Palabras clave

Canto de aves - Neurociencia - Dinámica no lineal - Sincronización - Subarmónicos

Abstract

The physiological instructions responsible of motor control in song birds are due to the collective behaviour of thousands of neurons. These neurons are spatially clustered in the bird's brain forming neural nuclei. The nuclei are interconnected in complicated ways forming circuitries called *neural architectures*. There are numerous experiments that determine to some extent the different functionalities of each nucleus involved in the motor pathway. Song birds elicitate complex vocalizations and there is strong evidence supporting the view that this behaviour is learned. The possibility of understanding the mechanisms by which a brain reconfigures to attain a determined objective, like imitating the tutor's song, might have relevance in several fields of science. In order to vocalize, the bird has to control a delicate vocal organ, the syrinx. The neural instructions driving the syrinx are the main object in this study.

There is a well established theory for motor control in songbirds. In this work we put forward an alternative view and we discuss the way we arrived to it by independent means. The first one is supported by single unit observations. Our proposal is built from macroscopic observations, such as the respiratory gestures used during song production.

In this work we show that the dynamics of a large set of excitable units can be described by a low dimensional non linear dynamical system. These equations have several mathematical features which are common to various phenomenological models that have been proposed for the description of large populations of neurons, establishing in this way a connection between different scales of the description. These equations allow a simple explanation of the diversity, morphology and temporal organization of motor gestures in canaries (*Serinus Canaria*) with good quantitative agreement. The mathematical

features of this equations are present in several models that are compatible with the available physiological data.

Keywords

Birdsong - Neuroscience - Nonlinear Dynamics - Synchronization - Subharmonics

A mi familia

A mis amigos

A mis maestros

Agradecimientos

A la familia.

Me considero una persona afortunada en muchos sentidos. Uno de ellos es que tengo una familia amorosa que siempre me dió todo. Creo que este es el mayor valor en mi vida. A mis padres Maria Inés Ruiz y Roberto Alonso que siempre estuvieron, para todo. A mi hermana Mariel.

A mi tía Graciela Ruiz, que es mucho mas que mi tía. Mi tío Ricardo Piazzzi fue protagonista en momentos claves de mi vida. Es gracias a el que aprendí a jugar con rastris y computadoras (y sigo masomenos en la misma).

A mi abuelo Hernán Ruiz, quien despertó mi interés por las ciencias naturales cuando yo era un niño. A mi abuela Amalia Perez, que me cuidaba de chiquito y me sigue cuidando de grande. Mi abuelo y mi abuela, a sus ochenta y largos, son un ejemplo de vitalidad. Mi abuelo anda en moto, excursiona por la montaña, es un aventurero. Mi abuela concurre a bailes y se pasa los fines de semana meta baraja con amigos. De ellos aprendí mucho y están muy presentes en mi vida.

A mis tíos Elvira Alonso y Hector Riquelme. A mis primas Laura y Micaela.

Y como la formación empieza en casa, a mi familia agradezco.

A los amigos, la otra pata de este asunto.

Tengo la suerte de contar con amigos increíbles. De ellos he tomado tantas cosas que sería imposible enumerarlas. De la adolescencia en San Martín de los Andes, Sebastián Castro, Juan Amutio y Juan Maryański. De la

adolescencia tardía en Buenos Aires, Francisco Roslan y Gustavo Moreno. No tengo manera de expresar cuan importantes son para mi.

A Sergio Yuhjtman, Matias del Hoyo, Pedro Tuero, ex sacerdotes. A los amigos de la facu, Sebastián Fortín, Emiliano Marachlian y Federico Holik. A María Emilia Ruiz, Maia Brunstein y Martín Elias Costa. A Agostina Palmigiano. A Pablo Girardin, Laura Werner, Victoria Andino Pavlovsky, Marcelo Valenzuela. Adrian Granada me dio una gran mano. A Pablo Polosecki, por la onda y lo que vendrá.

Y de la Peste F.C. no me puedo olvidar porque es un sentimiento.



Y al labo, lugar increíble. De todos he aprendido algo, sin excepciones.

La historia de como este espacio fue cobrando mas importancia en mi vida es inesperada, una suma de azares colocados de maneras precisas. No me va a quedar otra salida mas que escribirla en orden.

En el 2004 me tocó cursar Labo 3, una materia donde se aprenden mediciones eléctricas, circuitos, etc. Estas materias se hacen en grupos, y yo tuve la suerte de tenerlo de compañero a Gerva Puertas. Siempre admiré de Gerva su pasión por la rigurosidad matemática y cuando me propuso mirar un sistema caótico para la práctica final de la materia arrancó la historia. Yo intuía que por ese lado la cosa prometía y me parecía una buena excusa para estudiar ecuaciones diferenciales, asunto que me interesaba porque tenía que ver con los carritos de mecánica clásica.

Así fue como decidimos armar un pequeño circuito compuesto de una fuente, una resistencia, una bobina y un diodo. Sabíamos que para algunos valores

de frecuencia estos sistemas se comportan de forma caótica y nos proponíamos medir el número de Feigenbaum en transiciones al caos. La cosa no terminó ahí, porque el número de Feigenbaum debería ser universal. Al año siguiente en Labo 4 montamos otro experimento que presentaba un comportamiento similar, pero mecánico. Una pelotita picando en un plato vibrante puede tener comportamientos infinitamente complicados para algunas frecuencias de vibración del plato. Intentando entender cuales eran los motivos de semejante desorden, acudimos a Gabo Mindlin, entonces profesor de la materia Dinamica No lineal y director del flamante Laboratorio de Sistemas Dinámicos. El año 2006 cursé los laboratorios superiores bajo su dirección y así fue como di con el laboratorio. Pasé los siguientes seis años de mi formación bajo la dirección de Gabriel trabajando en temas de dinámica, canto de aves y tuve el espacio de explorar muchas otras cosas también.

De la vieja guardia tuve el gusto de trabajar con Ana Amador, Jorge Alliende, Jorge Mendez y Jacobo Sitt. Ellos me orientaron al principio, cuando empecé en el labo por el 2006. Cuando comencé el doctorado en el 2008 conocí a Ezequiel Arneodo, quien desde entonces es un interlocutor permanente. Ellos fueron fundamentales en el primer año de mi doctorado. Ese fue además el año que no estuvo Marcos Trevisan. Que suerte tenerlo a Marcos en el labo. Con él fuimos compañeros en las prácticas de dinámica cuando yo recién empezaba con esa parte.

Mas tarde se sumaron al labo Yonatan Sanz Perl, Florencia Assaneo, Matías Goldín, Nicolas Adreani y Rodrigo Alonso. Estos últimos, valientes biólogos en tierras hostiles, no hay dudas de que triunfarán. Los primeros dos, físicos renegados, excelentes compañeros y grandes valores. Tal vez no vuelva a tener la suerte de trabajar con semejante junta.

Y el generador de todo esto, el gran Gabo, incansable docente y científico. No debe ser fácil trabajar con gente al nivel que lo hace Gabriel. Un gran cariño y el mayor de mis respetos para él.

El presente trabajo constituye el final de una etapa y ahora me toca irme por un rato. El mundo de la ciencia es muy pequeño. Tanto es así que el

jefe del departamento de Física donde seguiré trabajando es el mismísimo Feigenbaum, el del número.

Al sistema de educación argentino. A los contribuyentes que financiaron mi formación de posgrado mediante CONICET.



Prólogo

Las instrucciones motoras en aves son el emergente de la actividad de miles de neuronas. En el cerebro del ave, estas neuronas se encuentran agrupadas en núcleos de miles de unidades, y estos núcleos están a su vez conectados formando lo que se denominan *arquitecturas neuronales*. Existen numerosos experimentos que determinan, en alguna medida, las funcionalidades y conexiones de estas arquitecturas. De particular interés, es el circuito de control motor. Las aves emiten vocalizaciones complejas y existe evidencia a favor de que este comportamiento es aprendido. La posibilidad de entender como un cerebro se reconfigura para lograr un objetivo determinado, como es imitar el canto del tutor, puede tener relevancia en varias áreas de la ciencia.

Actualmente contamos con una teoría bien establecida para control motor en canto de aves. En este trabajo proponemos una teoría alternativa y se expone la manera en la que llegamos a ella por caminos independientes. La primera, se sustenta en observaciones de actividad neuronal al nivel de unidades individuales. Nuestra propuesta por otro lado, se construye a partir de observaciones de carácter macroscópico, como son los gestos respiratorios utilizados durante el canto.

Existe un problema recurrente en varias ramas de las ciencias. Muchos modelos relevantes pueden formularse en términos de unidades individuales interactuando a través de conexiones. En el cerebro, por ejemplo, las unidades de interés son las células nerviosas conocidas como neuronas. Estas células intercambian información a través de potenciales de acción, pulsos eléctricos que viajan a través de los axones. Estos pulsos cambian el estado de neuronas cuyas dendritas se encuentran en el paso del axón ¹. Desde el punto de vista de la teoría de sistemas dinámicos, la dinámica de las neuronas individuales está bien establecida; con esto quiero decir, que existen modelos suficientemente buenos como para explicar las observaciones experimentales conocidas. Sin embargo, poco podemos decir acerca del comportamiento del conjunto de neuronas.

¹Es mucho más complicado que eso.

Una de las teorías mas relevantes de la física es la mecánica estadística. Con ella se pretende explicar el comportamiento macroscópico de un conjunto de unidades interactuando. La manera en que se presenta este tópico al estudiante de física es con el *modelo del gas ideal*. El gas es un estado de la materia y sabemos que existen leyes que gobiernan su comportamiento. Sabemos que si empujamos un pistón dentro de un cilindro, el aire atrapado aumentará su presión y será cada vez mas difícil empujar el pistón. Podríamos empujar mas allá de nuestras fuerzas, si enfriáramos el recipiente que contiene el gas. El volumen, la presión y la temperatura del gas describen el estado macroscópico del sistema. Llamativamente, estas variables no son independientes, sino que los *equilibrios termodinámicos* están dados por la ecuación de estados, imponiendo así una ligadura a las variables macroscópicas.

La termodinámica clásica fue desarrollada con anterioridad a la mecánica estadística. En consonancia con los procesos economicos del siglo XVIII, existía mucho interés en entender las propiedades de los gases y la fabricación de motores. Las leyes de la termodinámica fueron postuladas con anterioridad a la mecánica estadística y su validez fue puesta a prueba en incontables experimentos. El comportamiento macroscópico de los gases era conocido. Sin embargo había un problema. Sabemos que los gases estan ultimamente compuestos de atomos, agrupados en moléculas y sabemos además que estas moléculas cumplen las leyes de Newton. Establecer transición entre las leyes de Newton y la termodinámica clásica es el propósito de la mecánica estadística. Si suponemos que las particulas no interactuan entre si ¹ se puede derivar mediante esta teoria, la ecuación de estados del gas ideal. Es decir, podemos realizar un pasaje de la dinámica individual al estado colectivo, explicando desde primeros principios las correlaciones entre las variables macroscópicas que impone la ecuación de estados.

El estudio de las propiedades dinámicas de grandes conjuntos de osciladores no lineales fue incrementado enormemente a partir de los trabajos de Kuramoto. Recientemente, se han desarrollado técnicas que permiten el estudio analítico del problema de Kuramoto y muchas de sus posibles generalizaciones. Estas técnicas permiten estudiar conjuntos de osciladores que poseén una fuente de energía interna y estan fuera del equilibrio termodinámico. Los objetos vivos son el ejemplo paradigmático de un sistema fuera del equilibrio. Los sistemas biológicos producen oscilaciones en muchas de sus variables de

¹Hipótesis de gas diluido

estado y se han desarrollado teorías matemáticas para el análisis de estos sistemas. En este espíritu abordé el presente estudio.

En este trabajo mostramos que la dinámica de un conjunto grande de unidades excitables puede capturarse por ecuaciones dinámicas de baja dimensión. Estas ecuaciones a su vez, tienen algunas características comunes con modelos fenomenológicos propuestos para poblaciones de neuronas y establecen de alguna manera, una conexión entre estas dos escalas. Estas ecuaciones pueden explicar la diversidad, morfología y organización temporal de los gestos motores de canarios con un buen grado de precisión. Las características matemáticas de estas ecuaciones están presentes en muchos modelos compatibles con los datos fisiológicos.

Índice general

Índice de figuras	XIII
Índice de cuadros	XV
1. Introducción	1
1.1. Introducción y generalidades	1
1.1.1. Modelo animal	1
1.1.2. Antecedentes del campo	2
1.1.3. El sistema periférico aporta complejidad	4
1.1.4. Complejidad y mecanismos no lineales	5
1.2. Patrones de presión	7
1.2.1. Diversidad y repetición de gestos en canarios	7
1.2.2. El circuito motor. Fisiología y núcleos neuronales.	7
1.2.3. Correlación entre forma y duración. Subarmónicos.	8
1.3. Preguntas físicas en canto de aves.	12
1.3.1. Modelos en biología	12
1.3.2. Modelo de Hodking y Huxley. Las neuronas como sistema dinámico no lineal	12
1.3.3. Emergencia de patrones en sistemas extensos	14
1.3.4. Formas normales. Universalidad y clasificación.	17
1.3.5. Colapso de dimensionalidad en el problema de patrones de presión	18
1.4. Osciladores no lineales acoplados	19
1.4.1. Osciladores biológicos y sincronización	19
1.4.2. Modelo de Kuramoto	21
1.4.3. Teoría de Ott	24

ÍNDICE GENERAL

1.4.4. Ritmos complejos en redes de unidades excitables.	26
1.5. Organización del trabajo	28
2. Fenomenología	31
2.1. Sistema periférico	31
2.1.1. Lo que se escucha. Organización jerárquica del canto. Motivos, sílabas y notas.	31
2.1.2. La fuente del sonido. Descripción de la siringe	36
2.1.3. Las instrucciones que recibe la fuente.	38
2.1.4. Medición del sonido y la presión en los sacos aéreos.	38
2.2. Cerebro	42
2.2.1. Neurofisiología del circuito motor.	43
2.2.2. Neurofisiología del RA.	44
2.2.3. Código ultra esparso. Canto a temperatura ambiente.	46
2.2.4. Un experimento notable. Canto de cerebros fríos.	50
3. Modelo de baja dimensión para gestos de presión en canarios	53
3.1. Introducción	53
3.2. Construcción del modelo	54
3.2.1. La hipótesis	54
3.2.2. El modelo	56
3.3. Resultados	60
3.3.1. Análisis de los resultados	60
3.3.2. Estimación de los parámetros	62
3.4. Conclusiones	69
4. Gestos motores complejos	71
4.1. Introducción	71
4.2. Modelo extenso	73
4.3. Resultados	80
4.4. Conclusiones	82

5. Emergencia de ritmos complejos en sistemas extensos	85
5.1. Introducción	85
5.2. Modelo	86
5.3. Dinámica del parámetro de orden	87
5.4. Conclusiones	92
6. Modelo de dos escalas temporales	95
6.1. Introducción	95
6.1.1. Neurofisiología revisitada	95
6.1.2. Baja dimensión es suficiente	98
6.1.3. Ingredientes dinámicos	99
6.1.4. Interpretación microscópica. Colapso de dimensión	100
6.1.5. Modelos de tasa de disparo y la escala de la descripción	101
6.1.6. De regreso a la escala microscópica	106
6.2. Modelos de dos escalas temporales	109
6.2.1. Hipótesis	109
6.2.2. El modelo	110
6.3. Estimación de parámetros en modelos no lineales	113
6.4. Resultados	116
6.5. Discusión y predicciones	122
7. Conclusiones	127
7.1. Baja dimensión y subarmónicos	127
7.2. Osciladores acoplados	128
7.3. Modelo de dos escalas de tiempo. Predicciones	130
Bibliografía	133

ÍNDICE GENERAL

Índice de figuras

1.1. Mapa logístico	6
1.2. Modelo no lineal predice ritmos respiratorios diversos en canto de canarios.	9
1.3. Histogramas de duración de gestos respiratorios en canarios	10
1.4. Diagrama de lenguas de Arnold para el modelo de Wilson y Cowan	11
1.5. Retrato de fases del modelo de FitzHugh-Nagumo	14
1.6. Isocrónas en la vecindad de un ciclo límite	21
1.7. Transición de segundo orden en el modelo de Kuramoto	24
1.8. Dinámica del parámetro de orden	26
1.9. Bifurcación pitchfork.	27
2.1. Sonograma de un canto típico de canario	32
2.2. Canto y actividad respiratoria en un canario	33
2.3. Canto y actividad respiratoria en un benteveo	34
2.4. Canto y actividad respiratoria en un diamante mandarín	35
2.5. La siringe	37
2.6. Modelo matemático de la sirínge	39
2.7. Un canario con los sensores de presión	40
2.8. Actividad respiratoria de un canario durante el canto	41
2.9. Circuito de control motor	42
2.10. Transición tónico-fásico	45
2.11. Neuronas proyectoras de HVC en RA en un diamante mandarín durante el canto	49
2.12. Modificación del canto cuando se enfría HVC en un diamante mandarín	51
3.1. Sonido y presión en una llamada de canario	55

ÍNDICE DE FIGURAS

3.2. Diagrama de bifurcaciones del modelo autónomo y gesto de presión sintético y experimental	57
3.3. Patrones de presión en un canto completo y soluciones del modelo que aproximan los datos	61
3.4. Estimación de parámetros por gradiente	64
3.5. Datos experimentales en el espacio de parámetros	65
3.6. Patrón de presión experimental y comparación con el modelo	67
3.7. Patrón de presión experimental y comparación con el modelo	68
4.1. Oscilador de fase excitable	74
4.2. Una población de osciladores de fase fuerza una población de osciladores excitables.	75
4.3. Diagrama de fases de α_2	79
4.4. Comparación de las soluciones del modelo con los datos experimentales.	81
5.1. Existencia de cotas para la dinámica del parámetro de orden.	88
5.2. Dinámica acotada (no acotada) del parámetro de orden.	89
5.3. Dinámica caótica del parámetro de orden.	91
5.4. Comparación del sistema extenso con la teoría $N \rightarrow \infty$	93
6.1. Modelo secuencial propuesto por Fee et. al.	97
6.2. Función sigmoidea	103
6.3. Diagrama de bifurcaciones del modelo de Wilson y Cowan	104
6.4. Caos de baja dimensión en el modelo de Wilson Cowan excitado periódicamente	105
6.5. Diagrama de bifurcaciones del modelo de Kuramoto forzado periódicamente	107
6.6. Modelo de interacción de escalas de tiempo.	111
6.7. Soluciones del modelo y comparación con datos experimentales	118
6.8. Diagrama de lenguas con los mejores ajustes	120
6.9. Gesto de presión de un diamante mandarín durante el canto	121
6.10. Gesto de presión de un canario durante el canto y comparación con el modelo	122
6.11. Efecto de modificar la información temporal del forzante	124
6.12. Degradación en función del estiramiento	125

Índice de cuadros

3.1. Parámetros encontrados al aproximar tres registros experimentales correspondientes a cantos completos de aves diferentes. La referencia al tipo de patrón se indica en la figura 3.7. Los parámetros son presentados en orden descendiente de θ	66
---	----

GLOSSARY

1

Introducción

1.1. Introducción y generalidades

Los pájaros han fascinado e intrigado al género humano desde tiempos inmemoriales. A lo largo de la historia, los pájaros han ocupado un rol prominente en el arte, la cultura popular y los mitos religiosos, entre otros. El estudio científico del canto de aves tiene larga data y a mostrado un gran crecimiento en los últimos años. Existen numerosas disciplinas que convergen en este campo; desde las aproximaciones biológicas mas tradicionales, como el estudio taxonómico de las especies y su evolución, hasta estudios modernos orientados a la neurofisiología del comportamiento. Mas recientemente, la física se ha sumado a este esfuerzo interdisciplinario, principalmente mediante la formulación y aplicación de métodos matemáticos, logrando muchas veces la integración de numerosas observaciones en teorías cuantitativas y sugiriendo experimentos novedosos. En las secciones siguientes mencionamos algunas de las tantas motivaciones que invitan a adentrarse en este campo. Una buena recopilación de lo que se ha estudiado desde la física puede encontrarse en (1), mientras que una introducción mas orientada desde la biología puede encontrarse en (2).

1.1.1. Modelo animal

De los sonidos que encontramos en la naturaleza, pocos exhiben la diversidad y la estructura que se encuentra en el canto de las aves. Basta intentar imaginarse un ejemplo similar para convencerse de ello. El canto de aves es un ejemplo paradigmático de un fenómeno que emerge a partir de la interacción entre circuitos neuronales, funciones

1. INTRODUCCIÓN

motoras y el ambiente. Durante el proceso de generación del canto, las instrucciones neuronales controlan el órgano vocal del ave. Este órgano es capaz de generar sonidos sencillos así como también, extremadamente complejos con variaciones en la escala de los 10ms (3).

En los últimos años se ha incrementado el interés por este problema en la comunidad científica en gran parte debido a que, de las 10000 especies conocidas de aves, aproximadamente 4000 comparten con los humanos (y unas otras pocas especies del reino animal) una característica notable: la adquisición de las vocalizaciones requiere cierto grado de exposición a un tutor. Es por esto que se han dedicado grandes esfuerzos en intentar comprender cuales son las regiones del cerebro involucradas en la generación y aprendizaje del canto. Los pájaros canores han sido utilizados como banco de pruebas para el estudio del aprendizaje de comportamientos complejos (1).

Actualmente, los procesos de aprendizaje se entienden como reconfiguraciones de los circuitos neuronales del ave. Existe evidencia a favor de este paradigma. Los canarios -en particular los machos- utilizan su repertorio de cantos como elemento de atracción sexual. Las combinaciones de sonidos que emiten varían año a año. Fernando Nottebohm, entre otros, verificó que estos cambios anuales se producen simultáneamente a un crecimiento estacional del número de neuronas en áreas específicas del cerebro (4).

Los tiempos de desarrollo y la dependencia con la experiencia auditiva son aspectos en común con el desarrollo temprano del habla humana, esto sugiere que podrían haber principios comunes de aprendizaje y memoria en el habla humana y el canto de pájaros lo cual hace del canto de pájaros un excelente modelo animal para humanos (1).

La estructura del sistema nervioso de los pájaros es considerablemente mas sencilla que la de los mamíferos. El cerebro de los pájaros no tiene corteza y está organizado en cúmulos de neuronas espacialmente localizados llamados núcleos. Estos núcleos estan conectados de diferentes maneras y sus funcionalidades específicas son estudiadas por una creciente comunidad de neurocientistas. Adicionalmente a la simplicidad comparativa de su cerebro respecto de otros animales, los pájaros gozan de un sistema inmune particularmente poderoso, haciendo de ellos un excelente animal de laboratorio.

1.1.2. Antecedentes del campo

Durante los años 50, gracias a la disponibilidad de los espectrógrafos de sonido, el estudio del canto de pájaros comenzó a forjarse como un campo de estudio en sí mismo.

Hasta entonces, todo investigador dedicado a este área no tenía mas opción que trabajar con el oído, con las claras desventajas en términos de cuantificación inherentes a esta metodología. Hacia 1951 William Thorpe reunió en un resumen gran parte de lo que se sabía acerca de aprendizaje en aves canoras y asentó la idea de que efectivamente algunas de estas aves aprenden a vocalizar. En 1954 y 1958, Thorpe publicó trabajos históricos de aprendizaje en chaffinches (Pinzón vulgar, *Fringilla Coelebs*) y fueron estos los primeros estudios basados en espectrogramas de sonido. Los trabajos de Thorpe fueron cruciales en la iniciación de esta nueva disciplina y generaron un gran interés (2).

En algunas especies las vocalizaciones son aprendidas mientras que en otras esto resulta innato. Este contraste comportamental sugiere que deberían existir diferencias en los cerebros de unas y otras especies. Los primeros intentos por identificar las zonas del cerebro encargadas del aprendizaje de las vocalizaciones tiene sus raíces en la búsqueda de las áreas del lenguaje en humanos. El antecedente más reconocido fue debido a Paul Broca en 1861 quien publicó un trabajo acerca de un paciente que sólo podía decir una palabra tras haber sufrido un severo daño cerebral. La lesión del paciente estaba principalmente localizada en la zona del cerebro hoy conocida como área de Broca. A partir de ésta y otras observaciones, Broca concluyó que el lenguaje está, de alguna manera, localizado en el cerebro y que se encontraba en la izquierda del lóbulo frontal. En 1905 el científico Alemán Oswald Kalischer intentó determinar si los loros tenían un análogo al área de Broca, pero fue recién en 1976 cuando Fernando Nottebohm y dos de sus colegas, Tegner Stokes y Christiana Leonard, publicaron un trabajo pionero en el cual anunciaban el descubrimiento de las estructuras cerebrales para vocalizaciones aprendidas en una especie no humana, el canario (5). Esta fue la primer demostración de lateralización en el cerebro de una especie no humana. Repitiendo lesiones en mas pájaros lograron localizar la ubicación de un sector del cerebro responsable de las vocalizaciones; esta estructura es conocida como *HVC*¹.

Poco después de esto, la investigación relacionada con la estructura cerebral de las aves canoras se incrementó notablemente. Para este propósito se han utilizado diversas técnicas experimentales. A través de lesiones, se identificaron más núcleos neuronales y se desarrollaron técnicas que permitieron estudiar como estaban conectados entre sí. Para determinar la conectividad de los núcleos se insertaron sustancias fluorescentes en

¹Por las siglas en inglés, *High Vocal Center*

1. INTRODUCCIÓN

las regiones de interés, las cuales al cabo de unos días eran transportadas a través de los axones y/o dendritas hacia las regiones conectadas. Alternativamente se observó la actividad eléctrica de dos o más neuronas simultáneamente para luego, basándose en la diferencia de tiempos entre disparos, determinar como estaban conformados los circuitos subyacentes. Esta última técnica resultó ser mas provechosa a la hora de determinar la conectividad local de los núcleos, mientras que la primera se utilizó mayormente para definir cuales son los circuitos globales (2).

1.1.3. El sistema periférico aporta complejidad

Para comprender cual es la conexión entre la actividad cerebral y el canto, es necesario un entendimiento físico del proceso de producción de sonido en el órgano vocal del ave. En la producción del canto, las aves involucran tanto actividad neuronal como periférica. El órgano vocal del ave, conocido como siringe, es estudiado en detalle desde hace tiempo (6, 7, 8). La manera en la cual las aves generan sonido es similar a como lo hacemos los humanos cuando enunciamos sonidos voceados. Un flujo de aire es impulsado por la presión pulmonar, el cual es luego modulado por membranas vibrantes al superarse cierto valor crítico de la presión en los sacos aéreos. Recientemente se ha propuesto un modelo (9) para explicar la generación de sonido cuyos parámetros están relacionados con la actividad de los músculos siríngeos y respiratorios. Este modelo describe la dinámica de los labios vibrantes encargados de la modulación del sonido en términos de las actividades de los músculos mencionados. Las instrucciones nerviosas que controlan estas actividades son el objeto de este trabajo.

Lo que resulta central para lo que sigue es que este modelo identifica las variables que el ave debe controlar para producir vocalizaciones: éstos son, la presión pulmonar y la tensión de los labios oscilantes. Este es un claro ejemplo de cual es uno de los objetos de la modelización. El modelo identifica cuales son las variables mas relevantes en la descripción de un fenómeno a la vez que sugiere nuevas preguntas. La pregunta que surge es entonces, ¿Qué tipo de control sobre la presión pulmonar y la tensión de los músculos siríngeos utiliza el ave para generar las diferentes vocalizaciones en su canto?

En este trabajo impulsamos la idea de que el sistema periférico impone vínculos al sistema nervioso y que esta interacción influye en la diversidad del comportamiento observado. Podemos citar por ejemplo un trabajo del grupo (10, 11), donde se sugiere que parte de la complejidad observada en el canto de aves surge a partir de la interacción

entre la fuente del sonido y los filtros que existen en el tracto vocal. En este ejemplo particular, la modelización indica que la complejidad no deviene necesariamente de las instrucciones a nivel neuronal, sino que es el sistema periférico (en este caso el aparato vocal) quien genera la diversidad armónica del canto.

1.1.4. Complejidad y mecanismos no lineales

Parece razonable asumir que detrás de un comportamiento complejo, como el canto de un ave, se encuentren mecanismos e instrucciones igualmente complejas que provinieran del sistema nervioso central. Es sabido que un sistema no lineal puede exhibir comportamientos cualitativamente distintos al variarse sus parámetros, es por ello que esta diversidad de comportamientos podría ser explicada como la respuesta de un sistema no lineal frente a una instrucción sencilla del sistema nervioso. Gran parte de este trabajo se basa en esta última observación.

Para ilustrar este último punto tomaremos un caso paradigmático de reglas sencillas que dan lugar a un comportamiento extremadamente complejo. Un sistema que ha sido estudiado extensamente en los últimas décadas es el *mapa logístico*.

$$x_{n+1} = rx_n(1 - x_n) \quad (1.1)$$

Esta relación de recurrencia tiene una variable x y un parámetro r . Desde el punto de vista matemático, el sistema es sencillo: tiene una única variable y el mapa se define con un polinomio de grado dos. Sin embargo, el comportamiento de este sistema es inesperado. Dado un valor inicial x_0 , obtenemos el siguiente valor de la secuencia evaluando en la ecuación 1.1 para obtener x_1 . Repitiendo este proceso obtenemos una secuencia infinita x_n . La pregunta que queremos responder es como son estas secuencias, es decir, el comportamiento de la variable x . Mas aún, queremos saber como es la dependencia de la secuencia con el parámetro r . Este sencillo ejemplo puede ser abordado analíticamente. Ocurre que para ciertos valores de r , la variable x converge asintóticamente a un valor fijo x_{f_0} . Para otros valores de r , la variable x converge asintóticamente a dos valores x_{f_1} y x_{f_2} entre los cuales alterna. Si seguimos investigando los valores que visita x para un rango mas amplio de r nos encontramos con una sorpresa. Existen valores de r para los cuales x alterna entre 4 valores, 8 valores, 2^n valores, y existen ventanas de r para las cuales el comportamiento del sistema es no

1. INTRODUCCIÓN

periódico y presenta una gran sensibilidad a perturbaciones en las condiciones iniciales. La figura 1.1 es uno de los gráficos mas difundidos de la dinámica no lineal. Allí se muestran los *atractores*¹ del sistema en función del parámetro r .

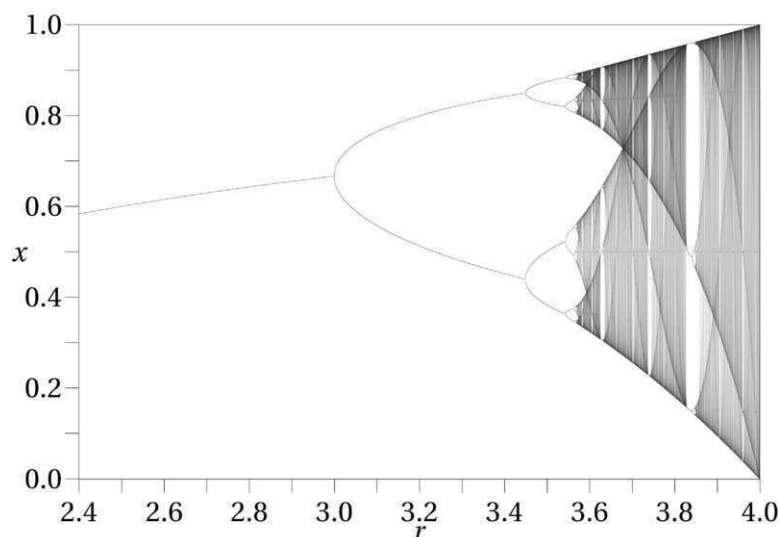


Figura 1.1: Mapa logístico - Los valores a los que converge x en función del parámetro r . Los valores r_i del parámetro en los cuales se producen las duplicaciones de periodo cumplen que $\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{r_{i+1} - r_i}{r_{i+2} - r_{i+1}} = \delta \approx 4.6692$. Esta es una constante universal que ocurre en mapas unimodales y muchos sistemas experimentales que exhiben duplicaciones de periodo cumplen aproximadamente esta propiedad. El trabajo de Feigenbaum es relevante porque indica que a pesar de la complejidad del comportamiento de las soluciones de este sistema no lineal, existen clases de problemas con ciertas propiedades universales (12).

Existen numerosos sistemas que pueden ser descriptos mediante ecuaciones dinámicas no lineales. Esto sugiere que tal vez existen explicaciones sencillas para observables complicados. A pesar de la inmensa complejidad que presenta un cerebro, uno de los propósitos mayores en neurociencia es entender y predecir cambios. El estudio de cantidades cambiando en el tiempo conduce de manera casi unívoca al estudio de ecuaciones diferenciales. El ejemplo mas apropiado lo encontramos en el famoso modelo de Hodking y Huxley quienes, a principios de 1952, dieron a conocer un sistema de ecuaciones diferenciales no lineales que emulan la generación de potenciales de acción en neuronas (13). Desde entonces, la teoría de sistemas dinámicos ha sido empleada con éxito para explicar varios fenómenos neuronales.

¹Los valores a los que converge x cuando $n \rightarrow \infty$

1.2. Patrones de presión

1.2.1. Diversidad y repetición de gestos en canarios

Los patrones temporales característicos del canto de aves, como la alternancia entre sonido y silencio, emergen principalmente de la actividad de los músculos respiratorios (14). El sonido se genera durante la expiración y la elevada presión del flujo de aire en los sacos aéreos del ave induce la fonación. Se ha observado además que los pequeños segmentos de silencio entre vocalizaciones se corresponden con inspiraciones cortas (*minibreaths*) a menos que la frecuencia de generación de vocalizaciones sea demasiado alta (15, 16). Esta notable capacidad para alternar rápidamente entre inspiración y expiración da lugar a la compleja estructura temporal del canto al mismo tiempo que permite al pájaro cantar sin interrupciones por un período de tiempo considerable.

El canto de los canarios se compone de una larga secuencia de unidades vocales llamadas *sílabas*. Cada una de estas sílabas es repetida varias veces antes de que un nuevo tipo de sílaba sea ejecutada. La tasa de repetición de sílabas, en adelante *frecuencia silábica*, varía dependiendo del tipo de sílaba en cuestión. Para las sílabas seguidas de una mini inspiración, la frecuencia silábica puede ser tan alta como $30Hz$ y es aún mayor ($60Hz$) para sílabas que son cantadas durante una larga expiración sostenida (sílabas pulsátiles) (17, 18). El canto de canarios es un comportamiento aprendido, y se desconoce como los diferentes gestos motores para los diferentes tipos de sílabas, con ritmos bien diferenciados, están representados en el circuito de control motor a nivel cerebral.

1.2.2. El circuito motor. Fisiología y núcleos neuronales.

En los últimos años se ha progresado en la comprensión de la estructura cerebral de los pájaros. Las operaciones fundamentales involucradas en el aprendizaje del canto y su vocalización son interesantes y complejas. Por este motivo se han realizado numerosos experimentos para definir que circuitos neuronales están involucrados en cada etapa. Desde la neurofisiología se describe la morfología del cerebro de las aves. A partir de estos estudios se determinó la existencia de lo que en adelante llamaremos núcleos neuronales (o simplemente núcleos) que son conjuntos de neuronas claramente agrupadas en regiones diferentes del cerebro e interconectadas de manera complicada a través de largos axones.

1. INTRODUCCIÓN

Una de las metodologías que sustentan estas observaciones es la ocurrencia de cambios comportamentales causados a partir de lesiones en zonas localizadas del cerebro. Estudios sistemáticos en pájaros lesionados indican que existe una serie de núcleos encargados de la generación del canto (4). Por este motivo, a este conjunto de núcleos se lo conoce en el área como el Circuito Motor ¹. Existe otro conjunto de núcleos llamado AFP ², el cual puede ser lesionado sin afectar la habilidad inmediata del ave para producir vocalizaciones. Sin embargo, lesiones en estos núcleos afectan la habilidad del ave para aprender o mantener las vocalizaciones. La descripción y modelización del AFP esta fuera del alcance del presente trabajo.

El Circuito Motor contiene dos núcleos de importancia llamados HVC ³ y RA ⁴. Los núcleos HVC y RA son necesarios para la producción del canto. Esto último esta sustentado en que al ser estos núcleos lesionados, las vocalizaciones del ave se ven interrumpidas. Determinar cual es la función específica de cada núcleo es una tarea mas complicada de realizar. Sin embargo, existe evidencia de que estos núcleos están organizados jerárquicamente. En el capítulo II revisamos parte de la información fisiológica disponible relevante en este estudio.

1.2.3. Correlación entre forma y duración. Subarmónicos.

Un canto se compone de una diversidad de sílabas, cada una de las cuales es generada por el órgano vocal del ave cuando es activado por un patrón de presión específico. Los diferentes gestos de presión son ser generados mediante la activación de músculos específicos. Estos músculos podrían ser activados por diferentes poblaciones neuronales, o por una única población neuronal cuyos regímenes de activación presentaran una diversidad de estados dinámicos. Esta última hipótesis es posible debido a que las neuronas se comportan como dispositivos no lineales. Los sistemas no lineales tienen la propiedad de exhibir comportamientos cualitativamente distintos al cambiar sus parámetros. Esto sugiere que un único sistema en diferentes regímenes de operación podría generar una variedad de patrones temporales. En (19) los autores proponen un modelo simple para la generación de gestos respiratorios. Un sustrato neuronal sencillo es forzado periódicamente por las instrucciones de HVC, modeladas como

¹En inglés *Motor Pathway*

²Por las siglas en inglés, *Anterior Forebrain Pathway*

³Del inglés High Vocal Center

⁴Del inglés Robust Nucleus of the Archistriatum

fluctuaciones periódicas de una actividad media. En la figura 1.2 se muestran diferentes regímenes respiratorios de un canario durante el canto. Las transiciones entre los diferentes regímenes se logra en el modelo, mediante una modificación de la frecuencia del forzante. De esta manera, un pequeño cambio en las instrucciones, deviene en una diferencia cualitativa en el gesto de presión.

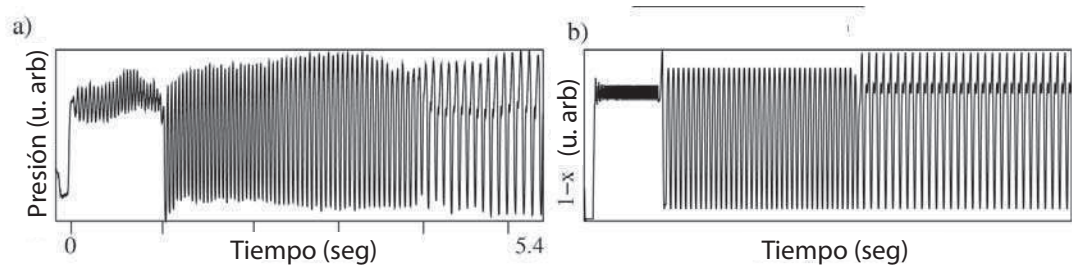


Figura 1.2: Modelo no lineal predice ritmos respiratorios diversos en canto de canarios. - (a) Presión en los sacos aereos de un canario durante el canto. Para emitir las diferentes vocalizaciones el canario genera un pulso de presión con una morfología determinada y lo repite por cierto tiempo a una frecuencia silábica bien definida. En este segmento hay al menos tres patrones fácilmente diferenciables. (b) Presión sintética generada con un modelo no lineal. El modelo se compone de un sustrato no lineal simple forzado periódicamente. Las transiciones entre los diferentes tipos de gestos se corresponden con variaciones pequeñas de la frecuencia forzante. El tramo final de la serie es una respuesta subarmónica, el sistema responde con una señal cuya frecuencia es *la mitad* de la frecuencia del forzante.

En la figura 1.3 se muestra un histograma de la duración de los gestos respiratorios en un canario macho adulto. Como puede verse, existe una relación entre la forma del gesto, y la frecuencia a la que el gesto ocurre. En (19) los autores proponen una explicación para esta correlación. Los diferentes patrones respiratorios utilizados durante el canto podrían ser una respuesta subarmónica del sustrato neuronal que recibe las instrucciones de *HVC*. Las regiones en el espacio de parámetros para las cuales existen soluciones periódicas son llamadas *Lenguas de Arnold* y presentan una organización bien definida. No podemos encontrar una solución subarmónica particular en cualquier valor de frecuencia. Si los gestos respiratorios en canarios son debidos a una respuesta subarmónica del sustrato forzado, entonces la estructura de lenguas de Arnold puede ser una explicación para la correlación forma-frecuencia.

Las regiones de lockeo de un oscilador no lineal frente a una señal forzante periodica

1. INTRODUCCIÓN

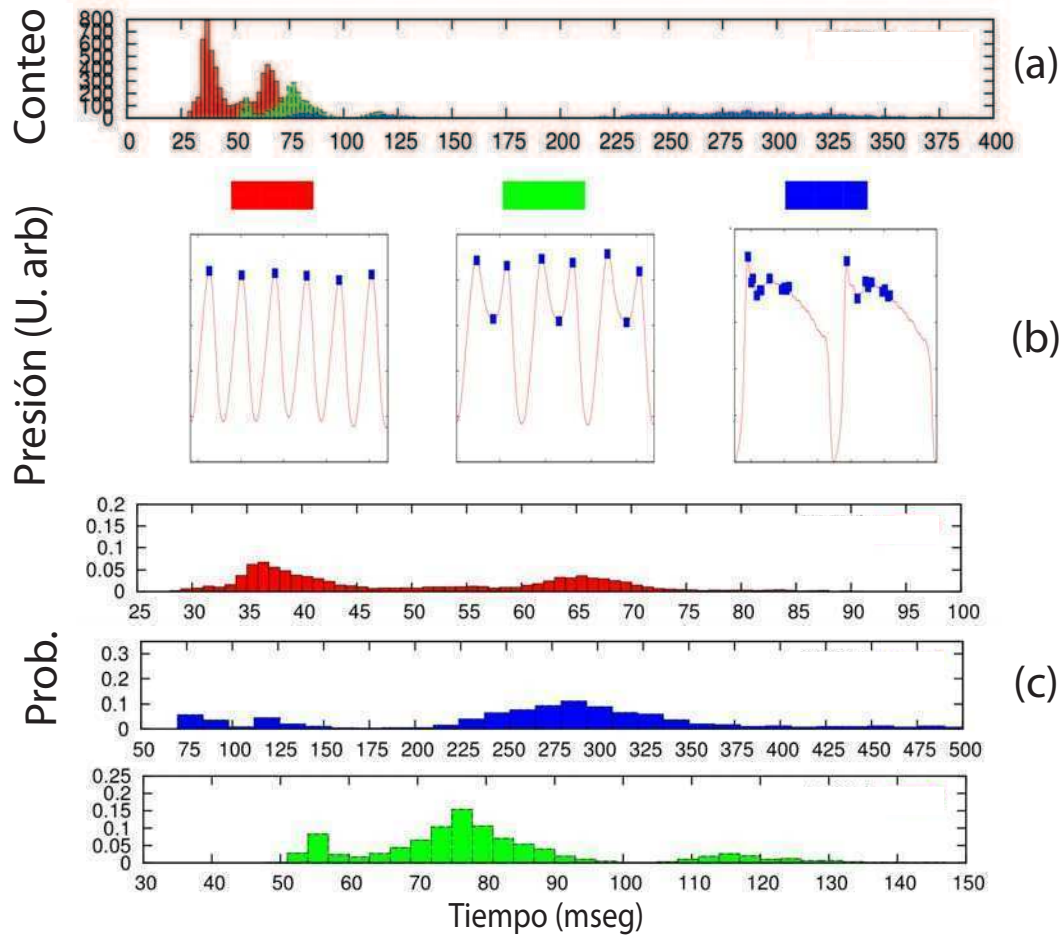


Figura 1.3: Histogramas de duración de gestos respiratorios en canarios -

Para cuantificar la observación de que los gestos respiratorios en canarios presentan una correlación entre su morfología y la frecuencia a la que ocurren, realizamos histogramas de duración de gestos. En el eje horizontal se indica el tiempo transcurrido entre respiraciones sucesivas. Para establecer una noción de morfología desarrollamos un algoritmo que cuenta “rulos” en los patrones. (a) Histograma de duración de gestos para un canario macho adulto. (b) Una clasificación sencilla de morfología consiste en contar rulos (los rulos se indican con puntos azules sobre las series temporales). Los gestos que tienen un solo rulo se indican en rojo, los gestos con 3 rulos en verde y los gestos con 5 o más rulos, en azul. (c) Histogramas de duración de gestos para cada clase de morfologías. En la figura se puede ver que los gestos rojos, azules y verdes, corresponden a segmentos determinados del eje de duraciones. No hay gestos azules rápidos y tampoco hay gestos rojos lentos.

pueden tener geometrias muy complicadas. En la figura 1.4 se muestran las regiones de lockeo de un modelo particular (discutimos el modelo de Wilson y Cowan en el capítulo VI). Esta figura fue generada forzando periodicamente un sistema no lineal. Para cada punto del espacio (A, ω) (parametros del forzante) preguntamos si la respuesta del sistema es periodica y cual es su periodo en unidades del periodo del forzante. Como puede apreciarse, la estructura de estas regiones es intrincada; la observación importante para este trabajo es que las soluciones en diferentes regiones de lockeo estan asociadas a morfologias particulares y por lo tanto, morfologias particulares ocurren en rangos de frecuencia definidos por este tipo de estructuras.

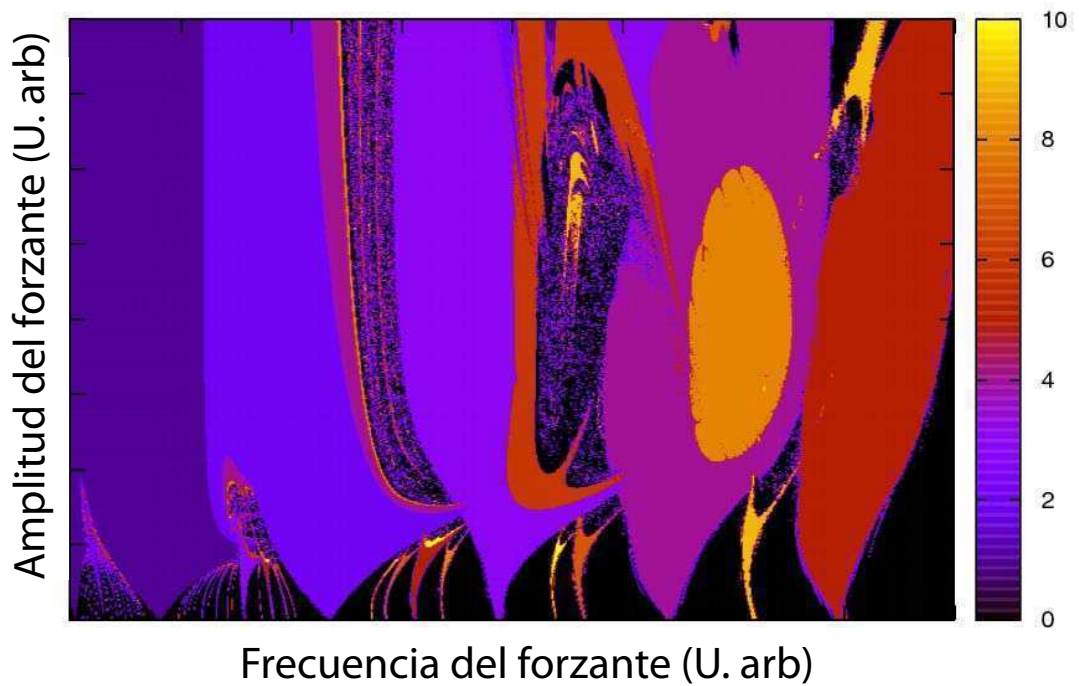


Figura 1.4: Diagrama de lenguas de Arnold para el modelo de Wilson y Cowan
 - Un sistema no lineal sencillo es forzado periodicamente y su respuesta es analizada en términos de los parámetros de la señal forzante. Cada punto en el espacio (A, ω) define un forzante diferente. La respuesta del sistema puede ser muy complicada. El periodo de la respuesta, medido en unidades del periodo del forzante, se indica en escala de colores. Los puntos negros (0) corresponden a zonas donde la respuesta del sistema responde con un periodo superior a diez veces el periodo del forzante, o la respuesta no es periodica.

1. INTRODUCCIÓN

1.3. Preguntas físicas en canto de aves.

1.3.1. Modelos en biología

La biología es para muchos, la ciencia natural que mas desarrollo ha tenido durante siglo XX. Actualmente existen numerosas técnicas experimentales que permiten a los investigadores contar con una base empírica abundante de los fenómenos estudiados. Desde el punto de vista de la física, pretender explicar una neurona con una teoría de primeros principios es cuando menos, aventurado. La unidad fundamental de la biología, la célula, es un sistema cuya cantidad de estados y procesos internos desafían cualquier aproximación en términos de las moléculas que la componen.

Los elementos de la descripción biológica son extremadamente complejos desde el punto de vista físico. A pesar de esto, podemos tomar de la biología, los conceptos fundamentales para elaborar modelos simples que emulen procesos biológicos. Uno de los objetivos de la modelización es descubrir las variables mas relevantes en la descripción. Al mismo tiempo, la física aporta una aproximación cuantitativa a los problemas biológicos. Si los modelos simples que formulamos satisfacen los datos experimentales, podemos usarlos luego para sugerir experimentos novedosos.

En este trabajo estamos interesados en el circuito de control motor de aves canoras. A tal fin, necesitamos tener una idea (tal vez demasiado simplificada) de cuál es la dinámica de las unidades que componen estos mecanismos nerviosos. Asumiremos entonces que existen ciertos estados dinámicos dados por la biología, y en sus propios términos. Existen numerosos experimentos que indican cuales son los procesos mas relevantes en las células nerviosas a nivel individual. Sin embargo, entender que ocurre con un sistema de muchas neuronas es una pregunta física. Pero la física es una ciencia natural, y por lo tanto, las pistas así como también los sistemas experimentales, deben provenir de la biología.

1.3.2. Modelo de Hodking y Huxley. Las neuronas como sistema dinámico no lineal

En 1952 los fisiólogos y biofísicos ingleses Andrew Huxley y Alan Hodking publicaron un modelo matemático que describe la generación y propagación de potenciales de acción en neuronas (13). Sus trabajos en el axón gigante del calamar les valió el premio

Nobel en Fisiología o Medicina en 1963 ¹ y son considerados por muchos el mayor logro de la biofísica.

El modelo de Hodking y Huxley consiste de un conjunto de ecuaciones diferenciales no lineales acopladas que aproximan las características eléctricas de células excitables como las neuronas. La membrana celular de casi todos los organismos vivos está hecha de una bicapa lipídica. En el modelo de H.H. la bicapa lipídica está representada como una capacitancia. Los canales iónicos por los cuales ingresa carga al interior de la célula son representados por conductancias eléctricas *no lineales*, es decir que las conductancias dependen del tiempo y del voltaje. El modelo completo de H.H. se expresa matemáticamente como un conjunto de cuatro ecuaciones diferenciales no lineales acopladas y el estudio de sus soluciones representó una tarea ardua en ausencia de las computadoras modernas. Por este motivo, se realizaron numerosos esfuerzos por formular modelos mas sencillos que capturen características similares.

Una simplificación del modelo de H.H. es el modelo de FitzHugh-Nagumo (20, 21). La motivación de este modelo fue aislar las propiedades matemáticas esenciales para explicar la excitación y la propagación de potenciales de acción a partir de las propiedades electroquímicas de los flujos de iones de sodio y potasio. Los componentes básicos de este modelo son una variable de voltaje con una no linealidad cúbica que permite autoexcitación mediante retroalimentación positiva, y una variable de recuperación cuya dinámica es lineal y proporciona la posibilidad de tener retroalimentación negativa mas lenta.

$$\begin{aligned}\dot{V} &= f(V) - W + I \\ \dot{W} &= a(bV - cW)\end{aligned}\tag{1.2}$$

La función $f(V)$ es un polinomio de grado 3, y los parámetros a , b y c son constantes. El parámetro I en la ecuación rápida representa la inyección experimental de una corriente externa en la membrana.

A pesar de que el modelo de H.H. es mas realista y permite una interpretación biofísica mas directa, solo podemos observar proyecciones bidimensionales de las trayectorias

¹Compartido además con John Eccles

1. INTRODUCCIÓN

en el espacio de fases. La simplicidad del modelo de FitzHugh-Nagumo permite ver las soluciones completas en un diagrama bidimensional. De esta manera se puede ensayar una explicación geométrica de los fenómenos biológicos relacionados a la excitabilidad y generación de potenciales de acción. La figura 1.5 muestra un retrato de fases del modelo de FitzHugh Nagumo.

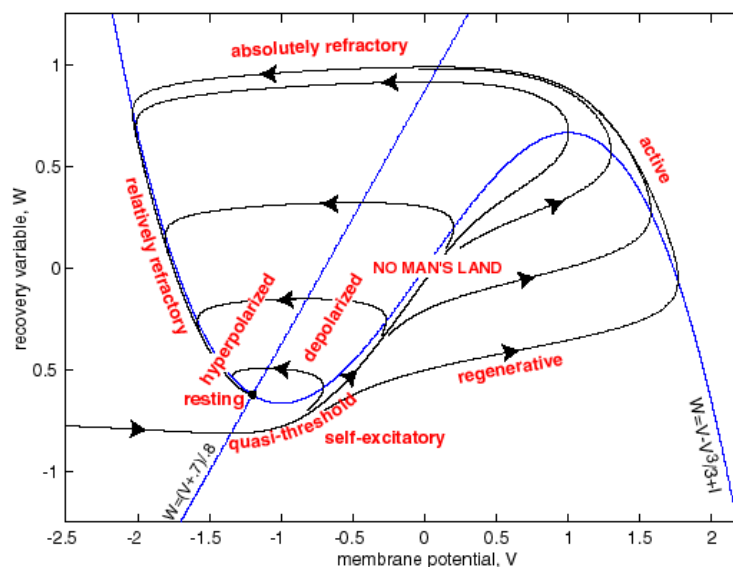


Figura 1.5: Retrato de fases del modelo de FitzHugh-Nagumo - Las nulclinas del modelo ($\dot{V} = \dot{W} = 0$) son representadas curvas sin flechas (un polinomio de grado 3 y un línea recta). Las líneas con flechas representan soluciones del modelo para diferentes condiciones iniciales. Modificado de (20, 22)

El modelo de FitzHugh-Nagumo se ha establecido como uno de los modelos mas importantes para el estudio de sistemas excitables y es el punto de partida de muchas investigaciones actuales (23). A pesar de las simplificaciones introducidas por FitzHugh y Nagumo en el estudio de las propiedades dinámicas de las neuronas, el análisis de un sistema compuesto por muchas células excitables conectadas de maneras complicadas representa un desafío matemático mayor.

1.3.3. Emergencia de patrones en sistemas extensos

Las propiedades dinámicas de la materia en estados cercanos al equilibrio termodinámico pueden describirse mediante ecuaciones lineales (24). Sin embargo, existen sobrados ejemplos en la naturaleza de sistemas que operan fuera del equilibrio. Muchos de

estos sistemas presentan una complejidad tal que desafía un abordaje experimental sistemático. Sin embargo existen varios ejemplos de sistemas fuera del equilibrio que han sido estudiados en detalle. Sabemos por ejemplo, que si mantenemos un gradiente de alguna variable intensiva podemos observar la emergencia de patrones.

Un ejemplo bien estudiado en sistemas fuera del equilibrio es el sistema de Couette circular. El sistema consiste de dos cilindros concéntricos rotantes con un fluido entre ellos. Mientras un cilindro permanece estático, el otro es obligado a rotar a velocidad angular constante inyectándole energía al fluido interior. Aquí, la variable intensiva que mantiene al sistema fuera del equilibrio es la diferencia de velocidad angular de los cilindros. Se han observado experimentalmente diversos regímenes para el flujo en este sistema. Al variar la velocidad angular de los cilindros se pueden observar transiciones complicadas entre estos estados diferentes, que pueden clasificarse de acuerdo a sus simetrías (25).

Otro fenómeno que ha sido estudiado en detalle es la convección de Bénard-Marangoni. Un fluido en un recipiente rectangular es calentado desde abajo mientras que la interfase superior es dejada libre. Este sistema se organiza en celdas convectivas siempre que la diferencia de temperaturas exceda cierto valor crítico. En (26) los autores muestran experimentalmente que existe una cantidad de estados dinámicos diferentes y que la transición entre ellos puede controlarse cambiando la diferencia de temperaturas entre el fondo del recipiente y la superficie expuesta.

El hecho de que ocurran múltiples estados macroscópicos que pierden estabilidad al variarse un parámetro de control, indica que los términos no lineales en la ecuación de Navier Stokes se vuelven importantes. El tratamiento matemático *general* de las ecuaciones de Navier Stokes es quizás uno de los problemas abiertos mas antiguos de la física. El problema de la existencia y la unicidad de las soluciones de Navier Stokes es uno de los así llamados problemas del milenio y el instituto Clay de Matemáticas ofrece una jugosa recompensa a quien lo resuelva.

No podemos predecir en general, el comportamiento de un sistema compuesto por muchas unidades. La matemática involucrada en este tipo de cálculos es demasiado complicada para el estado actual del campo. Lo que nos ocupa particularmente en este trabajo es el comportamiento macroscópico de conjuntos grandes de células excitables. Aún asumiendo que la dinámica de las unidades está dada por las ecuaciones de H.H. ó la versión mas simplificada de FitzHugh Nagumo, los estados de la red no se pueden

1. INTRODUCCIÓN

predecir a partir de un conocimiento perfecto de la dinámica de las unidades. La arquitectura neuronal que subyace a muchos procesos biofísicos de interés es intrínsecamente no lineal. Las células nerviosas están constantemente intercambiando energía con el medio y esta bien establecido experimentalmente que la respuesta de estas unidades frente a estímulos externos es activa. Uno de los comportamientos característicos de las neuronas es la generación y propagación de potenciales de acción, un fenómeno que puede ser explicado solo a través de términos no lineales en las ecuaciones dinámicas.

Consideremos un modelo sencillo de un tejido neuronal. Asumiremos como hipótesis que las unidades individuales están bien descritas por el modelo de FitzHugh Nagumo. Podemos suponer que los parámetros que definen cada unidad son extraídos de distribuciones conocidas. Una manera de expresar un conjunto de N neuronas interactuando es a través de una matriz de conductividad $C \in \mathbb{R}^{N \times N}$.

$$\begin{aligned}\dot{V}_i &= f(V_i) - W_i + \sum_{j=1}^N C_{ij}(V_j - V_i) \\ \dot{W}_i &= a(bV_i - cW_i)\end{aligned}\tag{1.3}$$

La actividad de la neurona i -ésima está dada por el modelo de FitzHugh Nagumo y asumimos que la corriente inyectada por las demás neuronas puede aproximarse por la ley de Ohm. La matriz de conductancias contiene información de la estructura de la red: si las neuronas i y j hacen poca sinápsis, entonces $C_{ij} \approx 0$ y en caso contrario $C_{ij} \approx 1$. Estamos conscientes de que este simple modelo se encuentra lejos de la situación real. Un modelo mas detallado podría usar el modelo de H.H. y podría contener términos no lineales en las conectividades. Sin embargo, el propósito de la simplificación es dar una noción de la naturaleza del problema y mostrar que aún en los casos mas sencillos, tenemos serias dificultades para analizar estos modelos.

¿Cual es el comportamiento promedio de la población de neuronas? Definamos un observable: el valor medio del potencial de membrana sobre la población $\langle V(t) \rangle$. ¿Es posible derivar ecuaciones diferenciales para el comportamiento de $\langle V(t) \rangle$? Debido a que no tenemos un método general para resolver ecuaciones diferenciales no lineales, el caso de tener finitas unidades parece extremadamente difícil de resolver. Sin embargo la física nos enseña que el límite de considerar infinitas unidades puede simplificar el

problema, a la vez que puede explicar lo que ocurre cuando la cantidad de unidades es lo suficientemente grande.

¿Que podemos esperar de un sistema compuesto de muchas unidades no lineales interactuando? La dinámica de un sistema extenso puede ser extremadamente complicada. Aún así, los estados de la red no son ruido, sino que parecen emerger estructuras de baja dimensión. El comportamiento de un “gas” de neuronas lejos de ser trivial, debería presentar sin embargo, patrones macroscópicos robustos e identificables, pues muchos de los procesos motores observados son el resultado de la actividad de miles de neuronas.

1.3.4. Formas normales. Universalidad y clasificación.

La teoría de sistemas dinámicos proporciona una noción de minimalidad en modelos matemáticos. El teorema de formas normales indica cuáles términos son importantes en un entorno de una singularidad lineal dada. Podemos determinar de manera algorítmica cuales son los términos no lineales que pueden ser eliminados mediante un cambio de coordenadas local arbitrario; de esta manera, podemos simplificar los modelos conservando los términos no lineales que no pueden ser eliminados mediante transformaciones suaves de las coordenadas. Un modelo obtenido de esta manera no es susceptible de simplificaciones adicionales y es en este sentido, minimal. Al mismo tiempo, la teoría proporciona una manera de clasificar las diferentes bifurcaciones que ocurren en entornos de puntos críticos.

Muchos modelos matemáticos de interés presentan, para algunos valores de sus parámetros, puntos fijos críticos. Perturbaciones arbitrariamente pequeñas de estas soluciones resultan en soluciones topologicamente inequivalentes. En estos puntos críticos, o de bifurcación, podemos reducir la dinámica del sistema a su variedad central ¹. Mediante este proceso la dimensionalidad del sistema se reduce considerablemente. Una vez reducido el sistema a las variables “lentas”, podemos efectuar un cambio de coordenadas general para eliminar varios de los términos no lineales. Los términos no lineales que sobreviven a un cambio general de coordenadas se conocen como términos resonantes y debido a que no podemos seguir simplificando el problema, obtenemos de esta manera expresiones minimales para el sistema en un entorno del punto crítico.

¹El autoespacio asociado a los autovalores con $Re(\lambda) = 0$ es tangente a la variedad central. Esta variedad puede calcularse localmente mediante la resolución de un sistema de ecuaciones *lineal*

1. INTRODUCCIÓN

Esto habilita una clasificación de los diferentes tipos de bifurcaciones que pueden ocurrir dada la dimensión del problema ¹.

1.3.5. Colapso de dimensionalidad en el problema de patrones de presión

Los patrones de presión en canarios son generados colectivamente por un conjunto de núcleos neuronales. Estos núcleos a su vez, están compuestos de varios miles de neuronas. La actividad de estas neuronas inerva los músculos de los sacos aéreos generando fluctuaciones de presión que son utilizadas por el ave para generar su canto. Mencionamos previamente la observación experimental de que los patrones de presión en canarios presentan una gran estereotopía. Las sílabas emitidas por el ave, se corresponden con gestos de presión diferentes. Estos gestos se corresponden con algunos estados del conjunto de neuronas: uno podría en principio, esperar un comportamiento mas complicado, debido a la inmensa complejidad de un sistema de neuronas conectadas de maneras complicadas. Sin embargo, como veremos mas adelante en este trabajo, el comportamiento macroscópico del conjunto de neuronas no luce demasiado complicado.

La última afirmación debe discutirse. Podemos preguntarnos cual es la dimensión mínima en la que podemos embeber los datos experimentales. De esta manera, tenemos una cota inferior de la dimensionalidad de un modelo que pueda reproducir los datos. Estos métodos no dan ninguna pista de cual es el modelo apropiado para la descripción del fenómeno. Los modelos están inspirados en consideraciones biológicas, y en muchos casos, están diseñados a la medida de la pregunta que pretenden responder. ¿Podemos encontrar una regla causal sencilla cuyas soluciones aproximen los datos? En el capítulo III se discute un modelo minimal ² que aproxima los gestos de presión en canarios.

Este modelo sin embargo, deja abierta la pregunta de porque un sistema tan complicado puede describirse macroscópicamente con un sistema de baja dimensión. ¿Cuales son los mecanismos de colapso de dimensión? En este trabajo estudiamos un mecanismo posible, la sincronización. Las neuronas se sincronizan y se desincronizan haciendo que su actividad promedio fluctúe dando lugar a comportamientos macroscópicos no triviales.

¹Por ejemplo, se puede demostrar que en un sistema de una dimensión con un parámetro, solo pueden ocurrir bifurcaciones de saddle-node, transcritical y pitchfork.

²Una forma normal forzada periódicamente.

1.4. Osciladores no lineales acoplados

¿Cuales son las propiedades macroscópicas de un sistema compuesto de unidades microscópicas cuya dinámica individual es compleja? Actualmente no existe una teoría *general* para el tratamiento de este problema. Sin embargo, se han hecho avances notables para ciertos casos particulares de interés. En esta sección revisaremos un procedimiento novedoso para la descripción del comportamiento macroscópico de conjuntos grandes de osciladores no lineales acoplados. Vale aclarar que el procedimiento discutido aquí no pretende ser general. Este problema se puede resolver para algunos casos particulares y bajo ciertas hipótesis de conectividad.

El programa es el siguiente: dado un sistema dinámico $\frac{dx}{dt} = F(x)$ con un ciclo límite estable γ , podemos *a veces y bajo ciertas hipótesis*, describir su dinámica con una ecuación de fase. Esto significa dar una regla causal para la evolución de la fase. Cuando tenemos varios osciladores interactuando débilmente, podemos en algunos casos, reducir la dinámica del sistema a ecuaciones de fase y expresar las interacciones entre los osciladores a través de la interacción de sus fases, despreciando las variaciones en la amplitud (27). Existen métodos para describir la dinámica macroscópica de un conjunto grande de osciladores definidos por ecuaciones de fase. En 1975 Kuramoto introdujo un modelo para el estudio de osciladores de fase acoplados. Asumiendo acople global, y aproximando la función de acople a primer orden, Kuramoto mostró que un conjunto grande de osciladores cuya frecuencia propia está caracterizada por una distribución $g(\omega)$ puede sincronizarse a partir de cierto valor crítico en la intensidad del acople (28). Recientemente, Ott y Antonsen realizaron un avance notable en el estudio de estos sistemas (29). Su contribución permite estudiar de forma exacta el modelo de Kuramoto y algunas de sus generalizaciones.

1.4.1. Osciladores biológicos y sincronización

Muchos sistemas físicos, químicos y biológicos producen oscilaciones que pueden ser representadas matemáticamente por un sistema dinámico no lineal (30). Las oscilaciones autónomas corresponden a un ciclo límite estable γ en el espacio de fases de un sistema dinámico autónomo.

Es un hecho experimental que osciladores autónomos débilmente acoplados pueden exhibir comportamientos sincronos (30). Para visualizar una explicación teórica del

1. INTRODUCCIÓN

fenómeno conviene analizar la situación en un sistema de coordenadas mas apropiado. Un oscilador autónomo está asociado a un ciclo límite estable en el espacio de fases. La fase de la oscilación puede definirse como una variable que parametriza el movimiento a lo largo de este ciclo. Dado un punto x_0 en γ , cualquier otro punto en x en γ puede ser caracterizado por el tiempo ψ transcurrido desde el último pasaje por x_0 . La variable ψ se llama *fase* de la oscilación y está acotada por el período de la oscilación.

Siempre podemos elegir la fase de modo tal que crezca uniformemente con el tiempo (30),

$$\frac{d\psi}{dt} = \omega_0 \quad (1.4)$$

donde ω_0 es la frecuencia natural de las oscilaciones. Esta variable es neutralmente estable: las perturbaciones en la dirección de esta variable, no crecen ni decrecen. Por el contrario, la amplitud de las oscilaciones tiene un valor definido. Debido a la estabilidad neutral de la variable ψ , una perturbación pequeña (por ejemplo, debida a un forzante externo) puede causar grandes desviaciones de la fase. Por otro lado, las perturbaciones en la amplitud decaen rápidamente. Esto es debido a la estabilidad en la dirección transversal del ciclo límite (asumido estable). Por lo tanto, con un forzante débil se puede ajustar la fase y la frecuencia de las oscilaciones sin influenciar la amplitud.

El concepto de fase puede extenderse al dominio de atracción de γ mediante la introducción de las isocrónas. Una isocróna es el conjunto de todos los puntos x del dominio de atracción tales dos puntos cualesquiera de este conjunto, tienen la misma fase asintóticamente. Formalmente, dado un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias

$$\frac{dx}{dt} = F(x), \quad x \in R^n, \quad (n \geq 2) \quad (1.5)$$

con una órbita periódica estable estable $\gamma(t)$ de período T . Para cada punto x en el dominio de atracción de la órbita periódica existe una única función $\theta(x)$ tal que

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} |x(t) - \gamma(t + \theta(x))| = 0 \quad (1.6)$$

dado un punto en el ciclo límite a $t = 0$ y otro punto cualquiera fuera del ciclo límite x , podemos calcular la diferencia de fase que tendrán cuando $t \rightarrow \infty$. Esta diferencia de fase es una función θ del punto x elegido a $t = 0$. Este valor $\theta(x)$ es conocido como “fase latente” ó “fase asintótica” de x . De esta manera podemos asignar una fase a cada punto

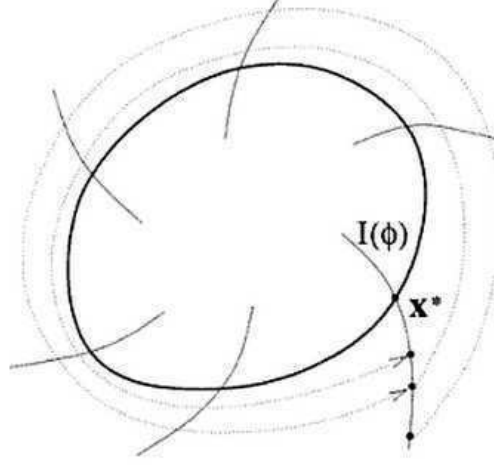


Figura 1.6: Isocrónas en la vecindad de un ciclo límite - Las isocrónas son los puntos del dominio de atracción que tienen la misma fase asintóticamente. Reproducido de (30)

x del dominio de atracción de x . El conjunto de puntos x en el dominio de atracción de γ con la misma fase asintótica se conoce como *isocróna*. Se puede mostrar que las isocrónas existen para cualquier ciclo límite estable (31).

La intención de esta sección fue la de introducir el concepto de fase y su extensión a las vecindades del ciclo límite. A partir de estas nociones se puede a veces, realizar una descripción de un sistema tal vez mas complicado, en un entorno del ciclo límite, en términos de ecuaciones de fase (32)

1.4.2. Modelo de Kuramoto

En 1975 Kuramoto introdujo un modelo para el estudio de grandes poblaciones de osciladores biológicos acoplados. La dinámica cada oscilador es descripta en términos de su fase, y las variaciones en la amplitud de las oscilaciones son dejadas de lado. El acople entre los osciladores es global y se asume sinusoidal (primer orden en la expansión de Fourier de la función de acople), sin armónicos superiores. Se asume también que las frecuencias propias de los osciladores son extraídas de una distribución unimodal simétrica dada $g(\omega)$. Estas simplificaciones permiten cierto tratamiento analítico del modelo. De otra forma se hubiera obtenido un problema de muchos cuerpos no lineal y su tratamiento sería imposible.

1. INTRODUCCIÓN

El modelo de Kuramoto consiste de una población de N osciladores de fase $\theta_i(t)$ con frecuencias naturales ω_i distribuidos de acuerdo a una densidad de probabilidad dada $g(\omega)$ y cuya dinámica está dada por

$$\dot{\theta}_i(t) = \omega_i + \sum_{j=1}^N K_{ij} \sin(\theta_j - \theta_i), \quad i = 1, \dots, N \quad (1.7)$$

Consideraremos el modelo de Kuramoto con acople de campo medio, es decir $K_{ij} = \frac{K}{N} > 0$. Para tener un indicador de la coherencia de los osciladores se introduce un parámetro de orden complejo

$$r(t)e^{i\psi(t)} = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N e^{i\theta_j(t)} \quad (1.8)$$

Aquí $r(t)$ ($0 \leq r(t) \leq 1$) mide la coherencia de la población de osciladores, y $\psi(t)$ es la fase media. Con esta definición, la ecuación 1.7 puede reescribirse como

$$\dot{\theta}_i = \omega_i + Kr(t) \sin(\psi - \theta_i) \quad (1.9)$$

de donde podemos ver que cada oscilador está acoplado a la fase promedio común $\psi(t)$ con una intensidad dada por $Kr(t)$. En el límite de infinitos osciladores ($N \rightarrow \infty$) podemos caracterizar el estado del sistema con una densidad de probabilidad $\rho(\theta, \omega, t)$ de modo que la media aritmética en 1.8 resulta en un promediado sobre las fases y las frecuencias.

$$re^{i\psi} = \int_{-\pi}^{\pi} \int_{-\infty}^{\infty} e^{i\theta} \rho(\theta, \omega, t) g(\omega) d\theta d\omega \quad (1.10)$$

Es interesante considerar en este punto algunos casos límite. Cuando $K \rightarrow 0$ podemos ver de 1.9 que $\theta_i \approx \omega_i t + \theta_0$, es decir que cada oscilador rota según su frecuencia propia. Insertando $\theta \approx \omega t$ en 1.10 obtenemos que $r \rightarrow 0$ cuando $t \rightarrow \infty$, por el lema de Riemman-Lebesgue ($\int_{-\infty}^{\infty} f(x) e^{-izx} dx \rightarrow 0 \quad z \rightarrow \pm\infty$).

En la vereda opuesta tenemos el límite de acople fuerte. Si $K \rightarrow \infty$ los osciladores se sincronizan al campo medio ($\theta_i \approx \psi$) e insertando esto en la ecuación 1.10 resulta que $r \rightarrow 1$. ¿Que ocurre para valores del acople intermedios? Intuitivamente se esperaría que algunos osciladores rotaran fuera de sincronía, mientras que otros estarán lockeados al campo medio. Para analizar estos casos hay que terminar de plantear el problema.

La densidad de probabilidad debe cumplir una ecuación de continuidad. Cada oscilador en 1.9 tiene una velocidad de deriva dada por $v_i = \omega_i + Kr \sin(\psi - \theta_i)$. Por lo tanto la densidad ρ obedece

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial \theta} \{[\omega + Kr \sin(\psi - \theta)]\rho\} = 0 \quad (1.11)$$

y la condición de normalización

$$\int_{-\pi}^{\pi} \rho(\theta, \omega, t) d\theta = 1 \quad (1.12)$$

Las expresiones 1.10, 1.11 y 1.12 constituyen un sistema integro-diferencial no lineal en derivadas parciales, que junto con una condición inicial apropiada, plantean un problema matemático formidablemente complejo. Apelando a su intuición, Kuramoto propuso distribuciones para los estados de sincronización parcial (es decir, algunos osciladores lockeados y los otros rotando incoherentemente) y mostró que estas distribuciones eran solución de este sistema. Mas aún, para estas soluciones pudo derivar una relación explícita para el módulo del parámetro de orden y la intensidad del acople K (33).

$$r = Kr \int_{-\frac{\pi}{2}}^{\frac{\pi}{2}} \cos^2(\theta) g(Kr \sin(\theta)) d\theta \quad (1.13)$$

Esta expresión tiene la solución trivial $r = 0$ que corresponde al caso de incoherencia. Sin embargo, tiene una segunda rama de soluciones.

$$1 = K \int_{-\frac{\pi}{2}}^{\frac{\pi}{2}} \cos^2(\theta) g(Kr \sin(\theta)) d\theta \quad (1.14)$$

Para el caso de que la distribución de frecuencias fuera Lorentziana $g(\omega) = \frac{\lambda}{\lambda^2 + \omega^2}$, se puede evaluar la integral y obtener que $r = \sqrt{1 - \frac{K_c}{K}}$ para todo $K > K_c = 2\lambda$.

Finalmente notamos que Kuramoto no hizo ningún análisis de estabilidad de los estados propuestos. La teoría de estabilidad lineal para los estados incoherentes fue publicada por Strogatz et. al. en el año 1992. Actualmente existe una variedad de problemas abiertos relacionados con aspectos matemáticos de estas soluciones (33).

1. INTRODUCCIÓN

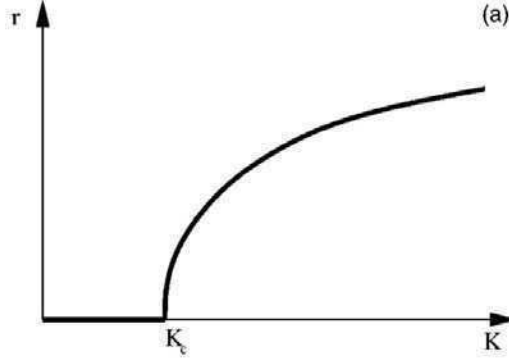


Figura 1.7: Transición de segundo orden en el modelo de Kuramoto - Módulo del parámetro de orden en función de la intensidad de acople K . Existe un valor crítico K_c a partir del cual los osciladores rotan coherentemente. Reproducido de (33)

1.4.3. Teoría de Ott

Recientemente, Ott y Antonsen realizaron un aporte notable en el campo. Ellos encontraron que el modelo de Kuramoto posee una variedad invariante, es decir un conjunto de estados, en el cual la dinámica del parámetro de orden se vuelve de baja dimensión (29). En trabajos posteriores, mostraron que todos los atractores del modelo de Kuramoto se encuentran en esta variedad (34). En esta sección se revisa el método empleado por Ott y Antonsen para derivar ecuaciones diferenciales del parámetro de orden.

En el límite $N \rightarrow \infty$ el estado del sistema estará descrito por la función densidad $\rho(\theta, \omega, t)$. Se define ρ de modo tal que la fracción de osciladores con fases entre θ y $\theta + d\theta$ y frecuencias naturales entre ω y $\omega + d\omega$ a tiempo t , está dada por $\rho(\theta, \omega, t)d\theta d\omega$.

Para resolver el sistema 1.10, 1.11, 1.12, proponemos una solución en serie de Fourier para ρ .

$$\rho(\theta, \omega, t) = \frac{g(\omega)}{2\pi} \left[1 + \sum_{n=1}^{\infty} f_n(\omega, t) e^{in\theta} + c.c. \right], \quad (1.15)$$

Insertando 1.15 en 1.11 obtenemos en principio, un sistema de infinitas ecuaciones diferenciales ordinarias no lineales y acopladas para las f_n . Es en este punto donde Ott y Antonsen se percataron de algo notable. Ellos consideraron una clase restringida de estados

$$f_n(\omega, t) = (\alpha(\omega, t))^n \quad (1.16)$$

donde $|\alpha(\omega, t)| \leq 1$ para evitar la divergencia de la serie. Esta forma especial de la densidad ρ representa una solución del sistema siempre y cuando se satisfagan

$$\frac{\partial \alpha}{\partial t} + \frac{K}{2}(r\alpha^2 - r^*) + i\omega\alpha = 0 \quad (1.17)$$

y

$$r^* = \int_{-\infty}^{\infty} \alpha(\omega, t) g(\omega) d\omega \quad (1.18)$$

Esta última expresión se obtiene de reemplazar la expansión 1.15 en la ecuación para el parámetro de orden 1.10. Podemos realizar la suma de la serie de Fourier usando $\sum_{n=1}^{\infty} x^n = \frac{1}{1-x}$ para obtener la distribución.

$$\rho(\omega, \theta, t) = \frac{g(\omega)}{2\pi} \frac{(1 - |\alpha|)(1 + |\alpha|)}{(1 - |\alpha|)^2 + 4|\alpha| \sin^2[\frac{1}{2}(\theta - \psi)]} \quad (1.19)$$

Para continuar es necesario agregar otro requerimiento en la forma propuesta para ρ . Necesitamos asumir que $\alpha(\omega, t)$ se pueda continuar analíticamente desde el eje real al plano complejo, que esta continuación no tenga singularidades en la mitad inferior del plano ω y que $|\alpha| \rightarrow 0$ cuando $Im(\omega) \rightarrow \infty$. Asumiendo además que la distribución de frecuencias propias es una Lorentziana

$$g(\omega) = \frac{\Delta}{\pi} \frac{1}{(\omega - \omega_0)^2 + \Delta^2} \quad (1.20)$$

podemos realizar la integral en 1.18 cerrando el contorno con un gran semi círculo en la mitad inferior del plano complejo ω . El resultado de la integral está dado por el residuo en el polo $\omega = \omega_0 - i\Delta$. Podemos asumir sin pérdida de generalidad que $\omega_0 = 0$ y $\Delta = 1$. De esta manera obtenemos que $r(t) = \alpha^*(-i, t)$. Usando esto en la ecuación 1.17 (y reemplazando $\omega = -i$ por una integración similar), obtenemos una ecuación no lineal para el parámetro de orden $r = \rho e^{i\psi}$.

$$\dot{\rho} = -(1 - \frac{1}{2}K)\rho + \frac{1}{2}K\rho^3 \quad (1.21)$$

1. INTRODUCCIÓN

y $\frac{d\psi}{dt} = 0$. Por lo tanto, la dinámica del parámetro de orden es descrita por una única ecuación diferencial no lineal. En la figura 1.8 podemos ver soluciones de este sistema para diferentes condiciones iniciales y diferentes valores del parámetro K .

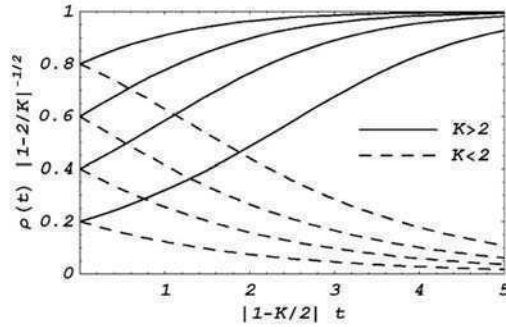


Figura 1.8: Dinámica del parámetro de orden - El módulo del parámetro de orden para diferentes condiciones iniciales y valores del parámetro K . Reproducido de (29)

La solución de la ecuación 1.21 puede expresarse analíticamente. Sin embargo, es mas informativo ver que ocurre con los puntos fijos de la ecuación (y su estabilidad). Notamos que la ecuación 1.21 corresponde a la forma prototípica de una bifurcación de pitchfork $\dot{x} = rx + x^3$. En la figura 1.9 se muestra un análisis de estabilidad para una pitchfork. Basta comparar la parte superior de esta figura ($x > 0$) con la figura 1.7 para apreciar la potencia del método. La transición que ocurre en K_c puede entenderse como una bifurcación de pitchfork en la ecuación que rige la dinámica del parámetro de orden.

Los resultados de Ott y Antonsen pueden ser generalizados a algunas otras distribuciones $g(\omega)$. El mismo tratamiento puede aplicarse si se tratara del modelo de Kuramoto forzado periódicamente y se ha aplicado también al problema de interacciones con tiempo de respuesta finito (29). Puede mostrarse además, que bajo ciertas hipótesis, todos los atractores del problema estan contenidos en la variedad especificada por 1.16 y las condiciones de analiticidad impuestas a α (34).

1.4.4. Ritmos complejos en redes de unidades excitables.

El tratamiento que realizan Ott et. al. sobre el problema de Kuramoto permite un tratamiento analítico del sistema cuando $N \rightarrow \infty$. Al mismo tiempo, podemos utilizar el mismo método para estudiar problemas relacionados, como por ejemplo redes

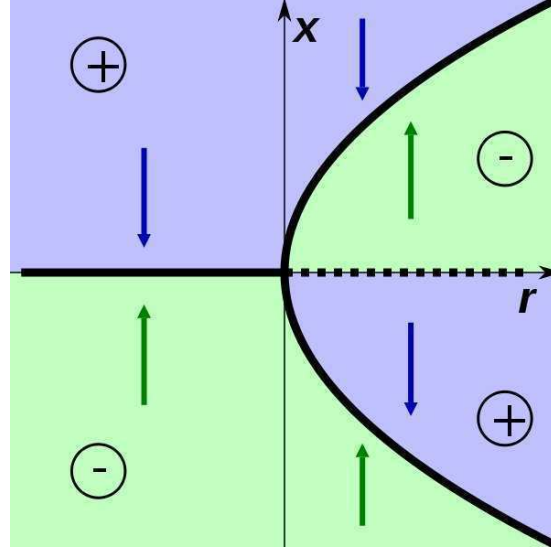


Figura 1.9: Bifurcación pitchfork. - Al variar el parámetro de control, el punto fijo en $x = 0$ pierde estabilidad y aparecen dos ramas de equilibrios estables. Reproducido de (35)

con estructuras de comunidades, distribuciones de frecuencias bimodales y podemos en particular, estudiar la dinámica de conjuntos grandes de osciladores excitables (29, 36). Esta última generalización del modelo de Kuramoto es de interés para este trabajo. ¿Cual es el comportamiento de una arquitectura neuronal excitable frente a instrucciones sencillas? En los capítulos IV y V abordamos estas preguntas.

En el capítulo IV discutimos una generalización del problema de Kuramoto a una red de osciladores excitables forzados y la aplicación del método de Ott para analizar el comportamiento promedio de la red frente a diferentes señales forzantes. La dinámica del parámetro de orden (un indicador de coherencia) del sistema de unidades excitables acopladas, resulta ser a la vez de baja dimensión (pocas ecuaciones) y aun mas importante, el diagrama de bifurcaciones del sistema promedio presenta muchas de las características utilizadas en el modelo dinámico propuesto en el capítulo III para aproximar los gestos respiratorios en canarios. De esta manera, sugerimos una explicación posible a la observación de que los gestos respiratorios en canarios, a pesar de ser causados por una estructura nerviosa compleja, pueden ser aproximados por un sistema sencillo de baja dimensión.

El mecanismo mediante el cual emergen estructuras coherentes en el modelo de Kuramoto es la sincronización de los osciladores. Cuando el acople es lo suficientemente

1. INTRODUCCIÓN

fuerte, grupos de osciladores comienzan a rotar a la misma frecuencia y su diferencia de fase permanece constante. La situación es mas complicada cuando consideramos la emergencia de ritmos complejos en una red excitable forzada. En el capítulo V analizamos simulaciones numéricas de un sistema extenso, compuesto de miles de unidades excitables forzadas periodicamente. Derivamos condiciones sobre los parametros del sistema para acotar el grado de sincronía (medido por el parametro de orden) y comparamos la teoría $N \rightarrow \infty$ con el caso finito $N \approx 1000$. A partir de estas simulaciones notamos que para generar soluciones subarmónicas, los osciladores se desincronizan por momentos y luego vuelven a sincronizarse, en un balance delicado que permite al sistema generar series temporales con propiedades topológicas bien definidas. Vale aclarar que la situación bien podría haber sido diferente: podría ocurrir que existiera un conjunto de osciladores lockeados al forzante sobre un fondo incoherente que no aportara al promedio, y que el grado de sincronía el sistema permaneciera constante. Curiosamente esto no es lo que ocurre genéricamente. Una red excitable forzada periodicamente presenta comportamientos complejos, de baja dimensión y cuya topología esta bien definida, mediante la sincronización y desincronización de las unidades interactuantes.

1.5. Organización del trabajo

En este trabajo proponemos una explicación para la emergencia de ritmos complejos en los gestos respiratorios de los canarios. Luego de revisar algunos resultados experimentales relevantes a la discusión (capítulo II), proponemos en el capítulo III un modelo minimal que reproduce muchas de las características observadas en los gestos de presión. Nuestra hipótesis es que dada la naturaleza no lineal de la arquitectura neural responsable del control motor, instrucciones sencillas pueden devenir en comportamientos complejos y de esta manera obtener la diversidad de gestos observada sin necesidad de hipótesis adicionales. Este modelo motiva la pregunta del colapso dimensional; muchas unidades interconectadas de manera compleja dan lugar a comportamientos macroscópicos que se obtienen con reglas sencillas. En el capítulo IV mostramos que el modelo dinámico discutido en el capítulo III tiene muchas de las características que presenta el comportamiento macroscópico de una red de osciladores excitables forzados periodicamente en el límite de $N \rightarrow \infty$. Este límite es comparado con simulaciones del sistema para N finito

en el capítulo V, donde nos preguntamos por el mecanismo responsable de que los osciladores generen las soluciones de interés. Hacia el capítulo VI analizamos un modelo cuya interpretación biológica resulta mas natural y que involucra los mismos elementos dinámicos que se discuten a lo largo del trabajo. La intención de este modelo es poner a prueba la hipótesis de que los gestos motores en canarios se producen a partir de la interacción de al menos dos escalas de tiempo diferenciadas. Esta hipótesis contradice el modelo vigente de control motor en canto de aves que mencionaremos recurrentemente. Finalmente, realizamos predicciones basadas en nuestros modelos que permiten poner a prueba nuestra propuesta.

1. INTRODUCCIÓN

2

Fenomenología

En este capítulo se revisan algunos trabajos experimentales de relevancia para este trabajo. La primera sección se ocupa de los observables fisiológicos en la periferia del ave; el sonido que emite, una breve descripción del aparato vocal y la manera en la que el ave controla este órgano. Hacia el final de esta sección discutimos la adquisición de los gestos de presión en canarios. Esta variable es de particular importancia en este trabajo y referimos al lector a otras fuentes para mayor detalle (37) .

La segunda sección se ocupa de resumir algunos trabajos que caracterizan el circuito de control motor desde la neurofisiología. Los experimentos en diamantes mandarines han dado lugar a teorías de control motor en canto de aves. En los capítulos subsiguientes proponemos un mecanismo diferente al que ha sido propuesto para diamantes mandarines (38). Por este motivo, reproducimos aquí las observaciones experimentales de mayor fuste de modo de presentar un panorama amplio del estado de la discusión.

2.1. Sistema periférico

2.1.1. Lo que se escucha. Organización jerárquica del canto. Motivos, sílabas y notas.

Para analizar el sonido emitido por el ave es conveniente introducir la noción de sonograma. Dada una serie temporal correspondiente a un canto, se puede obtener un diagrama como el que se muestra en la parte inferior de la figura 3.1 donde se ve como cambia el espectro de frecuencias del sonido en el tiempo. Este tipo de diagrama se conoce como *sonograma*. En términos generales, el proceso por el cual se obtiene un

2. FENOMENOLOGÍA

sonograma consta de tomar pequeñas ventanas temporales ¹ y realizar la transformada de Fourier de la señal contenida en ellas. Luego, el sonograma se obtiene graficando las frecuencias presentes para cada ventana en el eje vertical. En la figura 2.1 se muestra un fragmento de un canto típico de canario en el cual se observan varios tipos de sílabas en detalle.

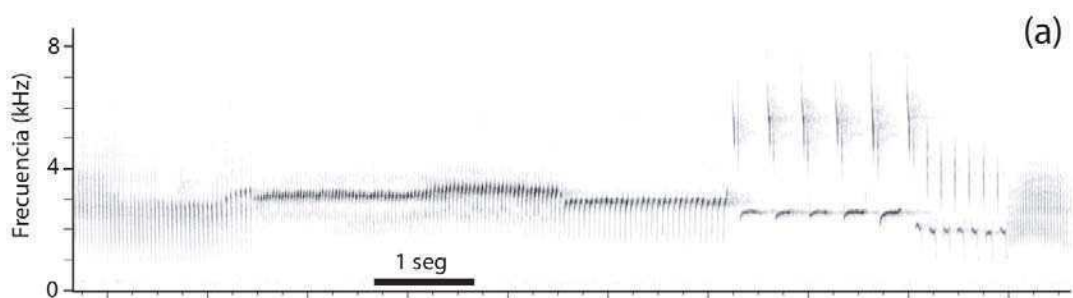


Figura 2.1: Sonograma de un canto típico de canario - El sonograma es una representación gráfica de una señal de sonido y es particularmente útil para identificar los elementos acústicos que componen el canto. En cada ventana temporal se calcula la transformada de Fourier del sonido registrado. En el eje vertical se grafica el contenido espectral en escala de grises. Modificado de (39)

El motivo principal por el cual se utilizan sonogramas en lugar de series temporales es que se pueden reconocer a simple vista determinados patrones interrumpidos por períodos de silencio que se repiten en los diferentes cantos. A estos patrones se les da el nombre de sílabas y constituyen un elemento esencial en nuestra descripción. Como puede apreciarse en la figura 2.1, en un canto típico el ave repite varias veces el mismo tipo de sílaba antes de cambiar a otra. Es importante destacar el hecho de que la mayoría de las sílabas presentes en un canto, son emitidas por todos los canarios analizados en este trabajo. Las frecuencias fundamentales de las sílabas son del orden de los 3KHz.

El canto de aves está estructurado jerárquicamente. Las diferentes sílabas se componen de varias frecuencias o notas. Las sílabas se combinan de diversas maneras para formar motivos, y el canto se compone finalmente de una sucesión de motivos. Estas estructuras generales son reconocibles en el canto de muchas aves, sin embargo resulta evidente que hay otras propiedades que varían de una especie a otra.

¹pequeñas comparadas con la duración de las vocalizaciones individuales

Los cantos de diferentes especies presentan características acústicas y organizativas diferenciadas. A pesar de ello, es posible hacer observaciones de carácter general. Trabajos previos en el área sugieren que es conveniente observar el sonido emitido por el ave simultáneamente a la actividad respiratoria en los sacos aéreos. En la figura 2.2 mostramos el sonograma correspondiente a un segmento del canto de un canario y la actividad respiratoria correspondiente. Una inspección rápida de la figura sugiere que las vocalizaciones están fuertemente moduladas por los gestos respiratorios. Mas aún, vocalizaciones diferentes parecen corresponderse con gestos de presión diferentes¹.

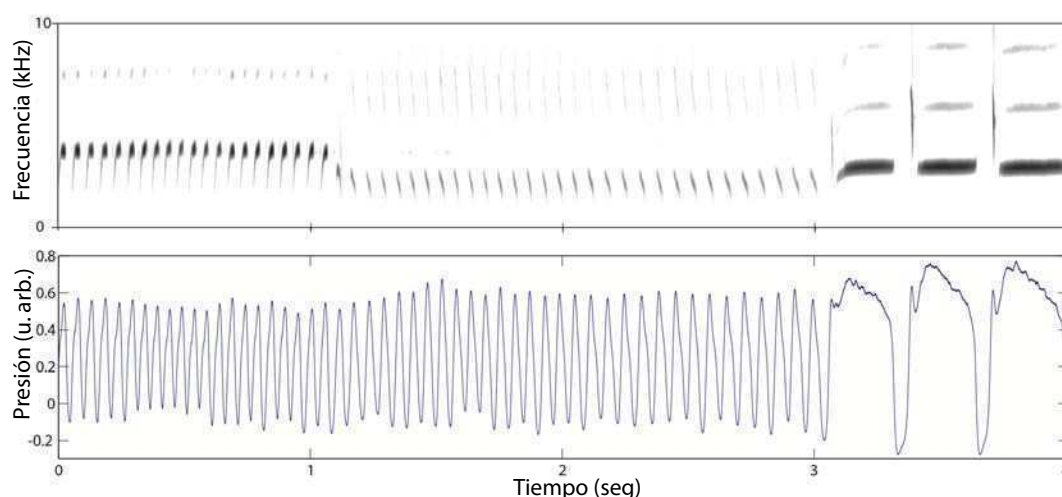


Figura 2.2: Canto y actividad respiratoria en un canario - Panel superior: Sonograma correspondiente a un segmento del canto de un canario. Panel inferior: Actividad en los sacos aéreos durante el canto. El canto de esta especie presenta una característica importante para este trabajo. Los diferentes tipos de vocalización son repetidos varias veces antes de cambiar a otra sílaba. La tasa de repetición de estas sílabas (frecuencia silábica) es mucho mas alta que en otras especies. En la figura mostramos sílabas que se repiten a una tasa de aprox. $16Hz$. Adaptado de (37)

¹Este no es necesariamente el caso. Podemos asociar gestos de presión a vocalizaciones individuales de manera inambigua en la mayoría de los casos. Sin embargo, puede ocurrir que gestos similares den lugar a vocalizaciones diferentes. Esta degeneración es atribuible a la actividad de otros músculos. Como discutimos mas adelante, las vocalizaciones de las aves no están unívocamente definidas por el gesto de presión. Trabajos del grupo (9) y otros, han sugerido que las sílabas emitidas por el ave son el resultado de la combinación de al menos dos variables fisiológicas; los gestos respiratorios y la tensión de los músculos siríngeos.

2. FENOMENOLOGÍA

La modulación impuesta por la actividad respiratoria sobre el canto puede observarse en varias especies de aves canoras. Para ilustrar este punto, mencionamos brevemente el caso del *Pitangus sulphuratus*, conocido en Argentina como benteveo o “bichofo”. En la figura 2.3 mostramos el canto y la actividad respiratoria asociada en esta especie. Estas aves son estudiadas como la contraparte evolutiva de las especies que adquieren su canto adulto mediante procesos de aprendizaje. Existe evidencia a favor de la hipótesis de que el canto del benteveo es innato. Para un estudio detallado de esta especie referimos al lector a la tesis doctoral de Ana Amador (39)

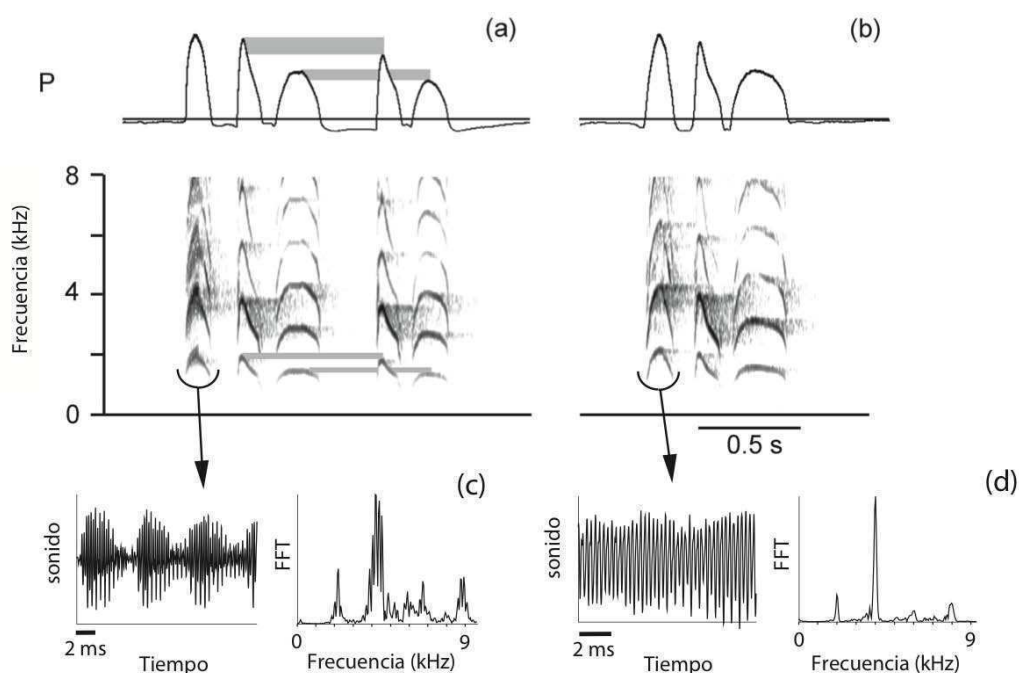


Figura 2.3: Canto y actividad respiratoria en un benteveo - Paneles superiores (a,b). Presión en los sacos aéreos en un benteveo durante el canto. El sonograma correspondiente a las vocalizaciones se muestra debajo de estas señales. Paneles inferiores (c,d): Serie temporal correspondiente al sonido de una sílaba particular registrada por un micrófono y su representación en fourier. La duración de la sílaba es del orden de las décimas de segundo. En el caso de especies que repiten sílabas nos referimos a esta cantidad como frecuencia (o periodo) silábico. El periodo promedio de la oscilación correspondiente al sonido emitido es mucho menor que la duración de las sílabas. La modulación del sonido y la frecuencia del sonido ocurren en escalas de tiempo diferentes separadas por varios órdenes de magnitud. Adaptado de (39)

Los diamantes mandarines (*Taeniopygia guttata*) son quizás la especie mas estudiada desde la neurofisiología en los últimos años. En la figura 2.4 mostramos el sonograma correspondiente al canto de un diamante mandarín simultáneamente con la presión en los sacos aéreos. En contraste con los sonidos mas tonales emitidos por los canarios, las vocalizaciones de esta especie tienen un rico contenido espectral. Trabajos previos del grupo han sugerido que esta riqueza armónica puede deberse a interacciones no lineales entre el filtro impuesto por la morfología del trato vocal y la fuente del sonido (10, 11). Una descripción detallada de las características acústicas de estas vocalizaciones y la cuantificación del contenido espectral están discutidas en la tesis doctoral de Jacobo Sitt (40).

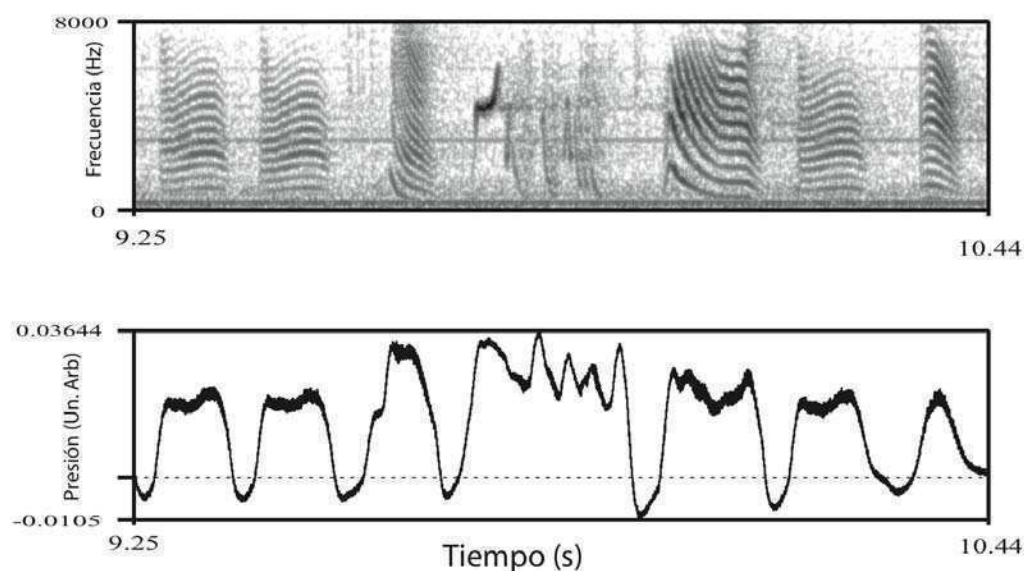


Figura 2.4: Canto y actividad respiratoria en un diamante mandarín - Panel superior: Sonograma correspondiente a un segmento del canto de un diamante mandarín. Panel inferior: Presión en los sacos aéreos en un diamante mandarín durante el canto. Las vocalizaciones del diamante mandarín presentan una gran riqueza espectral. Adaptado de (40)

Una observación importante a los fines de este trabajo es que los diamantes mandarines no repiten sílabas, mientras que por el contrario, los canarios presentan tasas de repetición de sílabas de hasta 60Hz ¹.

¹Estas tasas de repetición ocurren para las sílabas pulsátiles. Las sílabas pulsátiles son emitidas por los canarios durante un gesto expiratorio sostenido, sin respiraciones intermedias o *minibreaths*. Para tasas de repetición inferiores a 30Hz las sílabas ocurren entre inspiraciones sucesivas.

2. FENOMENOLOGÍA

2.1.2. La fuente del sonido. Descripción de la siringe

El órgano vocal de las aves, la siringe, ha sido objeto de extensa investigación. Los comienzos del análisis científico de la producción vocal en pájaros se remontan al siglo XVIII; los primeros trabajos se dedicaban a la clasificación taxonómica de las aves basada en la morfología de la siringe (41). La siringe, es una parte diferenciada de las vías aéreas. Está ubicada en el saco aéreo interclavicular, donde los bronquios se unen para formar la tráquea y está compuesta por estructuras cartilaginosas, masas de tejido conectivo, membranas y músculos.

El aparato vocal de las aves tiene una morfología bastante diversa, aunque el mecanismo básico de fonación es similar en todas las especies estudiadas y es análogo al de las cuerdas vocales humanas. La siringe en Oscinos es, en contraste con el aparato vocal humano, una estructura simétrica bilateral con dos fuentes de sonido: ciertas masas de tejido forman una válvula vibrante de cada lado de la siringe (Figura 2.5a). La parte lateral de cada válvula está formada por el grueso labium lateral (LL), una masa de tejido fija al tercer anillo cartilaginoso bronquial. La parte medial es inhomogénea en estructura; está formada por el labium medial (ML) en su parte anterior y la delgada membrana timpaniforme medial (MTM) en su parte posterior (3). Hay algunas otras especies, además de los Oscinos, que también tienen una siringe doble (41).

Debido en parte a la inaccesibilidad de la siringe y a su pequeño tamaño (≈ 1 a $10mm$), los primeros intentos de explicar la función de diferentes estructuras en ella fueron puramente conjeturales y se basaban en estudios morfológicos. Más tarde, el desarrollo de delicadas técnicas experimentales permitió establecer con certeza cual era la fuente de sonido en la siringe.

El mecanismo de fonación en aves es similar al de humanos (42). Básicamente, la presión del saco aéreo establece un flujo de aire a través de la siringe, que funciona como una válvula vibrante. En ciertas condiciones, la válvula se pone a oscilar en forma espontánea bajo la corriente de aire proveniente del saco aéreo; el movimiento de la válvula modula a su vez la corriente de aire, que es inyectada como una onda de presión acústica en el tracto vocal. La onda acústica es modificada por las resonancias del tracto vocal, en muchos casos como en un sistema fuente-filtro (10, 11).

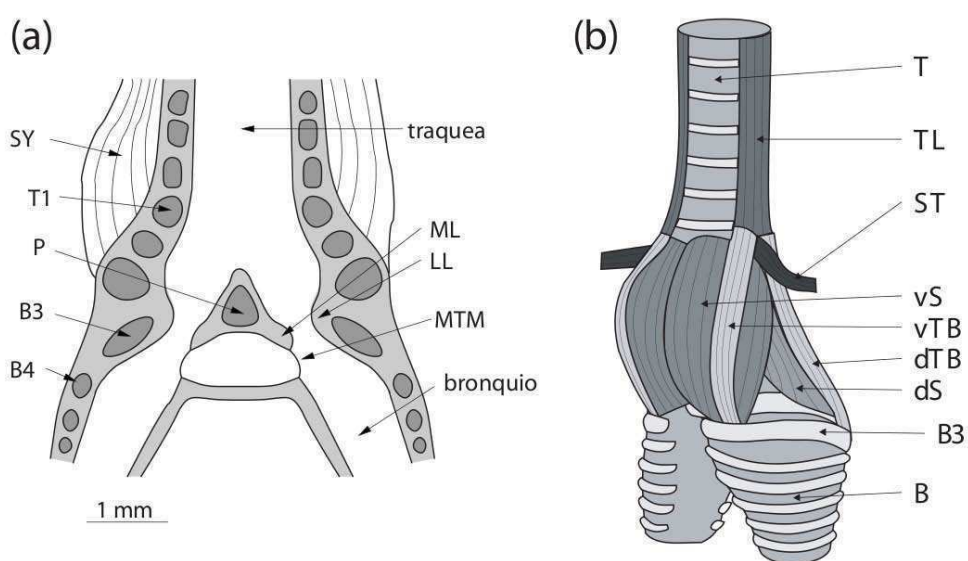


Figura 2.5: La siringe - La siringe oscina es una estructura compleja bipartita ubicada en la bifurcación traqueo-bronquial. Las abreviaciones utilizadas son T: tráquea, B: bronquio, B3:tercer cartílago bronquial, T1: primer cartílago traqueal, P: pessulus, LL: lateral labium, MTM: medial tympaniform membrane, ML: medial labium, vS: m. syringealis ventralis, dS: m. syringealis dorsalis, vTB: m. tracheobronchialis ventralis, dTB: m. tracheobronchialis dorsalis, TL: m. tracheolateralis, ST: m. sternotrachealis. Figura reproducida de (41)

2. FENOMENOLOGÍA

2.1.3. Las instrucciones que recibe la fuente.

Para establecer un vínculo entre la actividad del cerebro y el canto, es necesario un entendimiento físico del proceso de generación de sonido en la siringe. En (9) los autores proponen un modelo simple de la siringe que da cuenta de la estructura acústica de muchos elementos de la canción. Para establecer el modelo, los autores hipotetizan que el ave controla las vocalizaciones mediante la presión bronquial P_b y la elasticidad de la labia K . Se asume además que el término de elasticidad corresponde a la actividad coordinada de uno o mas músculos siríngeos que cambian la rigidez radial de la labia. Este término podría además estar relacionado con la actividad de los músculos que mas correlacionan con los cambios en la frecuencia fundamental del sonido (43).

Las cantidades P_b y K son parámetros del modelo pueden ser ajustados de modo de reproducir muchas de las sílabas observadas en canarios. En la figura 2.6 se muestran los resultados de este trabajo. Diferentes caminos en el espacio (P_b, K) se corresponden con diferentes vocalizaciones en buen acuerdo con las observaciones experimentales.

En este trabajo los autores proponen que las variables relevantes para el control del órgano vocal del ave son la tensión de la labia y el gesto respiratorio. Al mismo tiempo, muestran que gestos sencillos (caminos simples en el espacio de parámetros) alcanzan para reproducir varias de las características acústicas de las sílabas. La interacción de un aparato vocal no lineal con una instrucción simple genera vocalizaciones complejas similares a las observadas en canarios.

2.1.4. Medición del sonido y la presión en los sacos aéreos.

Para registrar el sonido emitido por el ave se utilizaron micrófonos direccionales y una jaula acústica para evitar contaminaciones sonoras del ambiente. La señal de los micrófonos se envía a una placa adquisidora conectada a una PC y el sonido se registra usando una frecuencia de muestreo de $44.1KHz$. Todas estas mediciones se realizan actualmente en el grupo y los detalles se encuentran en la cita al final de esta sección (37).

La variable fisiológica que se utiliza en este trabajo, la presión de los sacos aéreos, es difícil de adquirir pues involucra una intervención quirúrgica. La presión de los sacos aéreos es registrada mientras el canario esta cantando y para tal fin se utilizó un transductor de presión. El sensor que se utilizó es el modelo FHM-02PG; de Fujikura, el

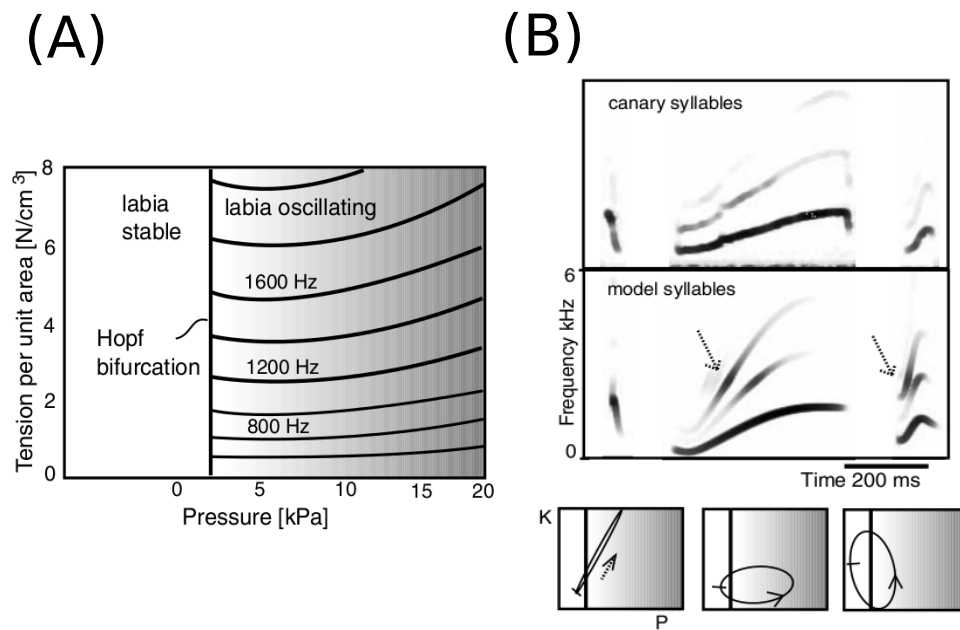


Figura 2.6: Modelo matemático de la sirínge - (A) Diagrama de bifurcaciones del modelo de sirínge propuesto en (9). La labia comienza a oscilar cuando la presión en el tracto respiratorio supera cierto valor umbral. El nacimiento de las oscilaciones en este modelo corresponde a una bifurcación de Hopf (las oscilaciones nacen con frecuencia definida y amplitud cero). (B) Caminos sencillos en el espacio de parámetros (tensión y presión) permiten reproducir varias sílabas de canarios. Adaptado de (9)

2. FENOMENOLOGÍA

cual ha sido ampliamente empleado en este tipo de mediciones. Este es un sensor piezo resistivo liviano ($0.6g \pm 5\%$) y pequeño (aproximadamente $14 \times 8 \times 10 \text{ mm}^3$) por lo que es ideal para trabajar con animales pequeños. Este sensor mide variaciones de presión del orden de $13,79 \text{ kPa}$ y entrega una diferencia de potencial a su salida proporcional a la variación de presión. La presión de los sacos aéreos de un canario varía entre $0,05 \text{ kPa}$ y $0,3 \text{ kPa}$ durante respiración normal y entre $1,5 \text{ kPa}$ y 3 kPa durante el canto.



Figura 2.7: Un canario con los sensores de presión - Figura reproducida de (37)

El acceso a los sacos aéreos se logra mediante la inserción de una cánula a través de la pared abdominal justo debajo de la última costilla. Se utiliza un catéter endovenoso el cual se inserta unos pocos milímetros dentro del saco aéreo torácico anterior. El extremo libre de la cánula se conecta al sensor de presión a través de unos empalmes de tubos plásticos. El sensor, se monta en una placa y éste se coloca sobre la “espalda” del canario sostenido mediante una mochila de velcro ajustada a las alas. En la figura 2.7 puede verse una fotografía del canario con la mochila puesta.

Una vez finalizada la operación, se deja que el pájaro se recupere. Este período de recuperación puede ser de horas a minutos dependiendo del protocolo de anestesia utilizado. Cuando el pájaro se recupera se le coloca la mochila con el sensor y se coloca un micrófono cerca de la jaula. De esta manera, la señal del micrófono y la del sensor, se adquieren en forma simultánea a través de una tarjeta de adquisición. Con el transcurso de los días la cánula se va obstruyendo con distintos fluidos, por esta razón

las mediciones se pueden realizar hasta cinco días después de la operación. Pasado ese lapso de tiempo la cánula se retira y el canario se recupera totalmente.

En la figura 2.8 se muestran los gestos respiratorios de un canto típico. La señal temporal presenta morfologías diversas y repetición de gestos. Se observa experimentalmente que los diferentes gestos utilizados ocurren a frecuencias determinadas. Esta observación es cuantificada en la figura 1.3 del capítulo 1.

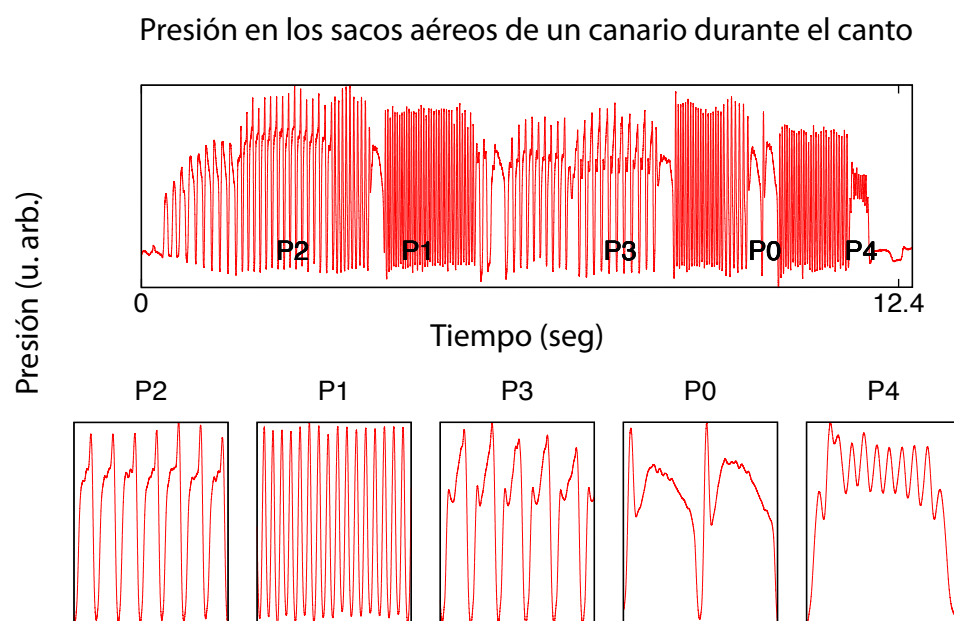


Figura 2.8: Actividad respiratoria de un canario durante el canto - Los gestos de presión utilizados durante el canto del canario presentan una gran diversidad de morfologías. Las diferentes morfologías ocurren en rangos definidos de frecuencia silábica.

2. FENOMENOLOGÍA

2.2. Cerebro

El sistema nervioso de las aves canoras presenta una simplicidad morfológica respecto del sistema nervioso de los mamíferos. Esta ventaja es debida en gran parte a la ausencia de una corteza. Las neuronas en el cerebro de las aves están claramente agrupadas en regiones discretas del espacio formando núcleos. Estos núcleos poseen conexiones de largo alcance que forman circuitos. La funcionalidad y descripción de algunos de estos núcleos, en particular los relacionados con control motor, han sido caracterizados experimentalmente en los últimos años mediante diferentes técnicas. En esta sección revisamos algunos resultados que son centrales en este trabajo.

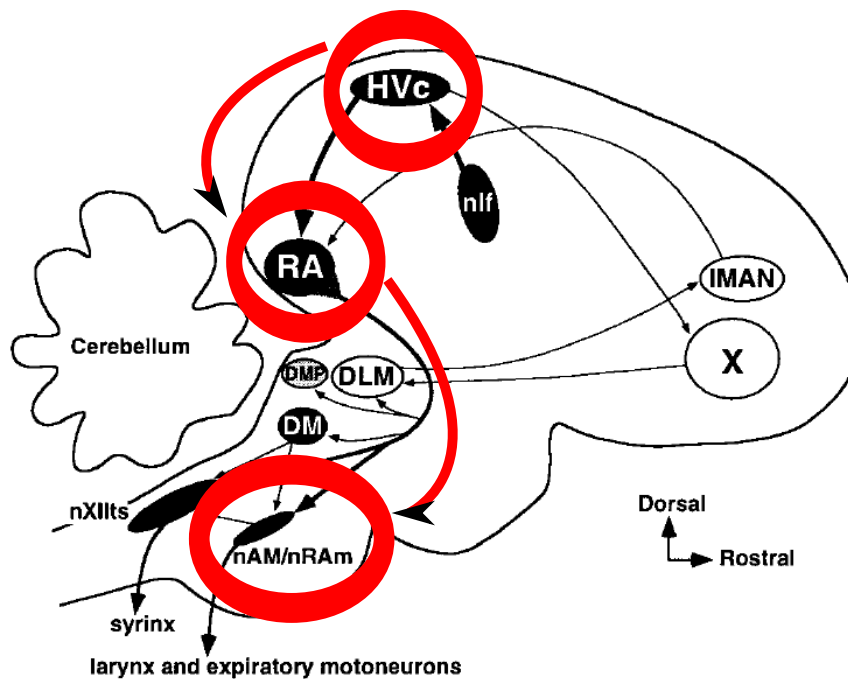


Figura 2.9: Circuito de control motor - Los núcleos y conexiones indicadas en negro componen el circuito de control motor. El núcleo HVC proyecta sobre el núcleo RA, el cual a su vez controla las motoneuronas respiratorias y los músculos de la sirínge. En este trabajo estamos particularmente interesados en los gestos respiratorios utilizados durante el canto. Los núcleos asociados a este gesto motor se indican con círculos rojos. Adaptado de (44)

2.2.1. Neurofisiología del circuito motor.

Las canciones de los pájaros están compuestas de conjuntos de gestos vocales jerárquicamente organizados. En el diamante mandarín (*Taeniopygia guttata*), los cantos incluyen notas y sílabas ejecutadas en secuencias fijas. Los códigos neurales que definen estas unidades vocales discretas y las organizan en secuencias temporales, no están del todo establecidos y son objeto de numerosos estudios teóricos y experimentales.

En 1996, Albert Yu y Daniel Margoliash de la Universidad de Chicago, desarrollaron técnicas para medir actividad neuronal de los núcleos HVC y RA en diamantes mandarines machos durante el canto (45). Registraron actividad neuronal en varios sitios de cada núcleo en varios pájaros, obteniendo así, una gran base de datos de vocalizaciones y las actividades neuronales asociadas.

Cada unidad en HVC es fuertemente reclutada antes de la primera sílaba, permanece excitada a lo largo de todo el canto y su actividad termina antes del final del canto. Se determinaron los patrones de activación exactos mediante el cálculo de histogramas de actividad motora, representando la actividad de cada unidad al comienzo de un tipo de sílaba o nota. Para cada neurona del HVC se registraron niveles de actividad cercanos a la máxima tasa de disparo en casi todos los tipos de sílaba. Cada tipo de sílaba fue asociado a un patrón de actividad único y estable. El patrón de actividad para el mismo tipo de sílaba, varía para cada neurona de HVC, y para cada neurona de HVC, el patrón de actividad varía con el tipo de sílaba. Las características temporales de actividad neuronal asociadas con cada tipo de sílaba resultaron ser suficientemente distintivos como para inferir fácilmente la vocalización asociada mediante la inspección del histograma de actividad motora. La alineación de la actividad neuronal con el comienzo o final de una sílaba fue esencial para la detección de estas características. Las características distintivas de cada histograma de actividad motora se pierden cuando se utiliza el comienzo o final de otra sílaba para alinear la actividad neuronal. Esto sugiere que la fuerte modulación de la actividad en HVC durante el canto está relacionado con la organización temporal de las sílabas.

En contraste con los patrones de activación relativamente tónicos de las neuronas en HVC, la actividad neuronal del núcleo RA durante el canto fue caracterizado por trenes de ráfagas cortas de potenciales de acción separados por periodos de fuerte inhibición. Durante el canto, cada ráfaga de potenciales de acción en RA fue asociado a un único

2. FENOMENOLOGÍA

evento acústico sub-silábico. Para una secuencia fija de sílabas dentro de un motivo, los patrones de activación de las neuronas en RA exhiben una precisión temporal notable al nivel de potenciales de acción individuales.

El canto es un programa motor que representa la actividad espacio-temporal coordinada de varios músculos de la siringe y el tracto vocal con el sistema respiratorio. Los datos revisados en esta sección sugieren que en el diamante mandarín, las unidades y subunidades de la vocalización - sílabas y presumiblemente notas - se encuentran codificadas en los patrones de actividad de las neuronas de HVC y RA. Los datos de Margoliash et. al. sugieren además que el secuenciamiento preciso de notas, aparentemente emerge *de la interacción de los circuitos locales de RA y la actividad proyectada sobre RA por las neuronas en HVC*. Al mismo tiempo, estos trabajos implican una organización jerárquica en el circuito motor encargado del control de la producción del canto.

2.2.2. Neurofisiología del RA.

El núcleo de control del canto RA, en diamantes mandarines, genera señales neuronales precisas que fuerzan las moto-neuronas encargadas del control de los músculos siríngicos y respiratorios durante el canto. La salida del núcleo RA durante el canto permite predecir notas individuales. Sin embargo, las señales aferentes provenientes del HVC pueden usarse para predecir sílabas completas independientemente de las notas que las compongan. Esto sugiere que la circuitería intrínseca del RA transforma la actividad neuronal de HVC en una señal premotora sumamente precisa. En un esfuerzo por entender como la circuitería intrínseca del RA efectúa esta transformación, Richard Mooney et. al., caracterizaron las interneuronas y las neuronas proyectoras del RA utilizando mediciones intracelulares en rodajas de cerebro (44).

Uno de los principales resultados del trabajo de Mooney es la evidencia de al menos dos clases de neuronas en el núcleo RA. Mediante registros intracelulares en RA, se detectó una clase de interneurona diferenciada electrofisiológicamente y morfológicamente de las neuronas proyectoras. Las interneuronas dispararon potenciales de acción breves con una relación corriente-frecuencia de pendiente elevada y se observaron disparos esporádicos en ausencia de canto. En contraste con esto, las neuronas proyectoras presentaron potenciales de acción mas amplios, con una relación de corriente-frecuencia de pendiente menor y estuvieron espontánea y rítmicamente activas durante los periodos de silencio. En la figura 2.10 reproducimos datos de Mooney et. al. donde se muestra la

transición inducida por inyección de corriente entre estos dos estados de disparo. Las interneuronas tienen un soma pequeño y un árbol dendrítico fino y de largo alcance que proyecta ampliamente a través del núcleo RA sin salirse del mismo. Las neuronas proyectoras tienen un soma mayor, dendritas espinadas y gruesas, y un axón que sale del núcleo.

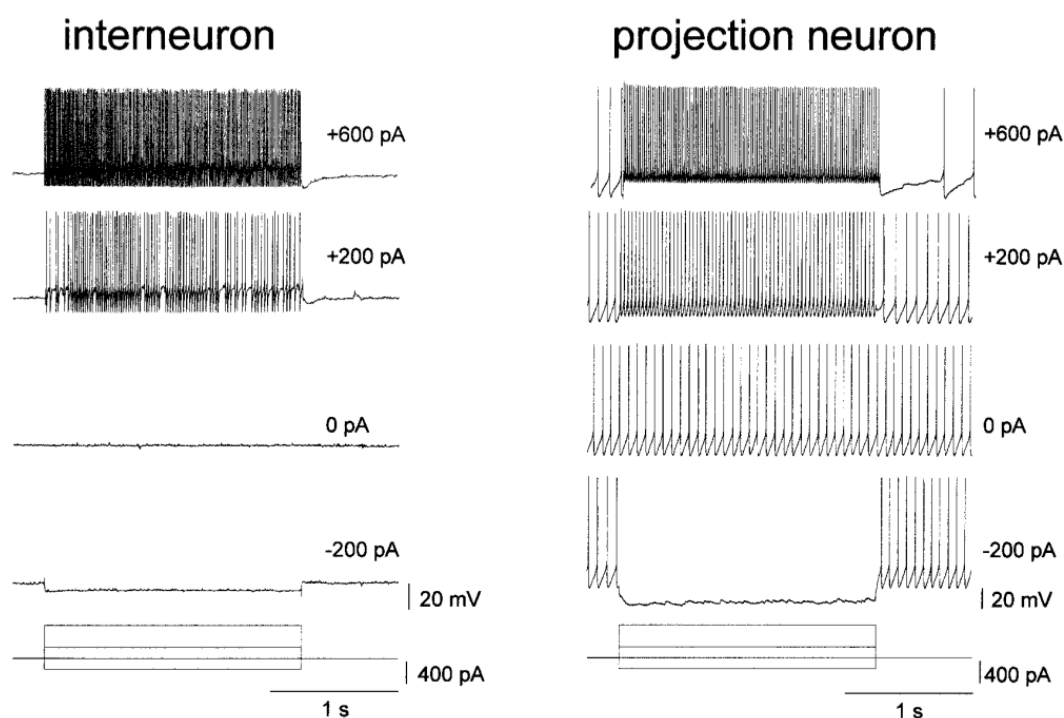


Figura 2.10: Transición tónico-fásico - La respuesta de las interneuronas del RA y las neuronas proyectoras frente a inyecciones de corrientes es diferente. Las neuronas proyectoras disparan tónicamente en ausencia del estímulo (0 pA). La tasa de disparo aumenta sustancialmente cuando se inyecta corriente (actividad fásica). Las interneuronas no disparan en ausencia de estímulo y lo hacen fásicamente al ser estimuladas. Adaptado de (44)

En el mismo trabajo (44), los autores muestran que los axones de HVC y LMAN proveen entradas excitatorias directas a las interneuronas del RA, como se esperaba de acuerdo a trabajos previos del grupo y otros (44, 46). Basándose en las propiedades de disparo intrínsecas y sus conexiones sinápticas, los autores especulan que las interneuronas del RA transforman las señales aferentes de HVC en un patrón temporal mas preciso, el observado en las neuronas proyectoras de RA, que eventualmente es responsable

2. FENOMENOLOGÍA

de la activación de los músculos siríngicos y respiratorios. Por otro lado, las neuronas proyectoras de RA disparan tónicamente cuando el pájaro está en silencio. Estas neuronas sin embargo, presentan ráfagas fásicas de potenciales de acción durante el canto, que se alternan con transiciones abruptas de inactividad total. Debido a que los patrones de actividad en las neuronas proyectoras de HVC no presentan actividad fásica, y los terminales de HVC sobre RA son excitatorios, los circuitos locales inhibitorios de RA podrían ser los responsables de mediar la transición entre estos dos estados de disparo.

La interneuronas de RA tienen *neurites* de al menos $400\mu m$ de longitud, y las neuronas proyectoras tienen procesos dendríticos de aproximadamente $150\mu m$ desde su soma. Esto sugiere que la actividad de una interneurona puede influenciar una neurona proyectora que se encuentre a una distancia de aproximadamente $550\mu m$. Estas conexiones sinápticas de largo alcance se extienden espacialmente a regiones separadas del núcleo RA que eventualmente proyectan a las motoneuronas siríngicas y respiratorias. Por este motivo, las interneuronas constituyen un sustrato neuronal que podría ser responsable de la coordinación entre los músculos siríngicos y respiratorios.

El núcleo RA provee entonces al Circuito Motor de inhibición de largo alcance e integración de diferentes escalas de tiempo (transición tónica a fásica). Surge entonces la pregunta de cual es el rol de la inhibición en las propiedades acústicas de la vocalización. En (47), los autores implementan un modelo computacional para dilucidar el rol de la inhibición. Su modelo consiste de una población de neuronas en HVC que disparan secuencialmente y fuerzan la actividad de una población de neuronas en RA. La actividad de las neuronas proyectoras de RA es luego utilizada para alimentar un modelo computacional del aparato fonador, permitiendo de esta manera, comparar las simulaciones del modelo con vocalizaciones reales. El resultado principal del trabajo fue mostrar que ciertas propiedades acústicas de sílabas en canarios dependen fuertemente de la intensidad de las conexiones inhibitorias en el núcleo RA. Estos resultados apoyan la hipótesis de que la circuitería intrínseca del núcleo RA, en particular los circuitos inhibitorios, podrían jugar un rol en la generación de ciertas características acústicas del canto.

2.2.3. Código ultra esparso. Canto a temperatura ambiente.

Dos núcleos premotores han sido identificados debido a su importancia en la generación del canto: el núcleo RA y el núcleo HVC. Las neuronas de HVC proyectan sobre las neuronas de RA, las cuales a su vez proyectan sobre las motoneuronas que controlan

el aparato vocal y los músculos respiratorios. De esta manera, las secuencias de actividad motora están codificadas en el cerebro mediante patrones de actividad espacio-temporales complejos. Sin embargo, los mecanismos neurales que subyacen a la generación de estos patrones premotores, no han sido establecidos. En un intento por esclarecer estos mecanismos, el grupo de M. Fee en M.I.T., realizó una serie de experimentos en diamantes mandarines (*Taeniopygia guttata*).

Los experimentos de Margoliash et. al. mencionados anteriormente, sugieren que el orden de las sílabas y los tiempos dentro de un motivo, son dictados por una red que se encuentra por encima del núcleo RA y que incluye al núcleo HVC. Una posible interpretación de estas observaciones es que RA transforma el código neural de HVC en un código para elementos acústicos mas cortos mediante la proyección del núcleo HVC sobre el núcleo RA. En (38), el grupo de Fee et. al., caracteriza el rol de las proyecciones del HVC sobre el núcleo RA.

El núcleo HVC contiene al menos tres clases de neuronas: neuronas que proyectan sobre el núcleo RA, neuronas que proyectan sobre el área X e interneuronas. Los investigadores realizaron mediciones crónicas de neuronas individuales para cada clase en pájaros despiertos y dormidos. Las neuronas proyectoras de HVC sobre RA estuvieron completamente inactivas cuando los pájaros no cantaban ($< 0.001 \text{ spikes } s^{-1}$). Durante el canto, estas neuronas dispararon de manera extremadamente espaciada en el tiempo. Se registró como máximo una única ráfaga por motivo. La duración de las ráfagas fue de $6.1 \pm 2 \text{ ms}$ y consistieron de 4.5 ± 2 spikes. Los disparos de las neuronas proyectoras de HVC presentaron un alto grado de estereotopía, se encontraron fuertemente lockeadas temporalmente al motivo vocalizado y ocurrieron en cada rendición del motivo. Las diferentes neuronas proyectoras de HVC sobre RA tendieron a disparar en diferentes instantes del canto, sin ninguna relación obvia con el comienzo y final de las sílabas. En contraste con las neuronas proyectoras, las interneuronas del HVC, muchas de las cuales presentaron actividad durante el silencio ($11 \pm 7 \text{ spikes } s^{-1}$), produjeron altas tasas de actividad durante todo el canto.

Durante el canto, las neuronas proyectoras de HVC sobre RA disparan como mucho, una vez por motivo. En consecuencia, la autocorrelación de los trenes de espigas de estas neuronas no exhibe picos significativos para tiempos de retardo mayores a 10 ms y menores que la duración del motivo. Adicionalmente, los pares de neuronas proyectoras

2. FENOMENOLOGÍA

de HVC sobre RA se encontraron fuertemente correlacionadas para el valor de retardo correspondiente al intervalo entre sus ráfagas dentro del motivo.

Para determinar si las ráfagas de potenciales de acción en HVC fuerzan la actividad del núcleo RA, los investigadores realizaron lesiones reversibles en HVC. Estas lesiones se realizaron en pájaros dormidos mediante la inyección de lidocaína, un bloqueador de canales de sodio que suprime los disparos. La inyección de esta sustancia en HVC suprimió totalmente la actividad de RA. Los patrones normales de actividad en RA son recuperados luego de dos o tres minutos después de la inyección. Las inyecciones en HVC no tuvieron ningún efecto en la actividad espontánea de 10 – 20Hz en RA, confirmando así que la lidocaína no difundió al RA.

Los datos de Fee et. al. muestran que las neuronas proyectoras de HVC producen una breve ráfaga en un único instante de alguno de los elementos vocales que son repetidos por el pájaro durante el canto. En la figura 2.11 reproducimos mediciones de actividad de neuronas proyectoras en HVC simultáneas con la vocalización. Es probable que como población, las neuronas de HVC estén activas durante toda la secuencia de activación de RA. Los autores sugieren que estas neuronas codifican algún tipo de evento transitorio o estado en la secuencia, en lugar de estructuras asociadas a escalas de tiempo mayores como una sílaba. Esta interpretación es diferente a la de Margoliash et. al. mencionada previamente (45). En su lugar, los autores proponen que las neuronas en HVC codifican un único instante en la secuencia de RA independientemente del contenido motor o vocal. Sin embargo, aclaran, esto no implica que las neuronas de HVC no disparen mas de una vez durante el motivo de un canto: una neurona de HVC que se activa durante una sílaba podría activarse nuevamente en caso de repetirse la misma sílaba, tal como sugieren las secuencias de RA, repetidas con gran precisión, asociadas a un tipo de sílaba dado. Dicho de otro modo, dada la precisa relación que se observa entre los patrones de activación de HVC y las secuencias de RA, parece improbable que las neuronas de HVC disparen varias veces en un motivo que no contenga secuencias de RA, y por lo tanto acústicas, repetidas.

La interpretación global que los autores ofrecen respecto de sus observaciones experimentales es que *las acciones motoras que subyacen al canto se despliegan cuando el “código temporal” en HVC actúa sobre el “mapa muscular” codificado en RA*. El patrón de activación en RA depende de las conexiones sinápticas provenientes de HVC, sugiriendo

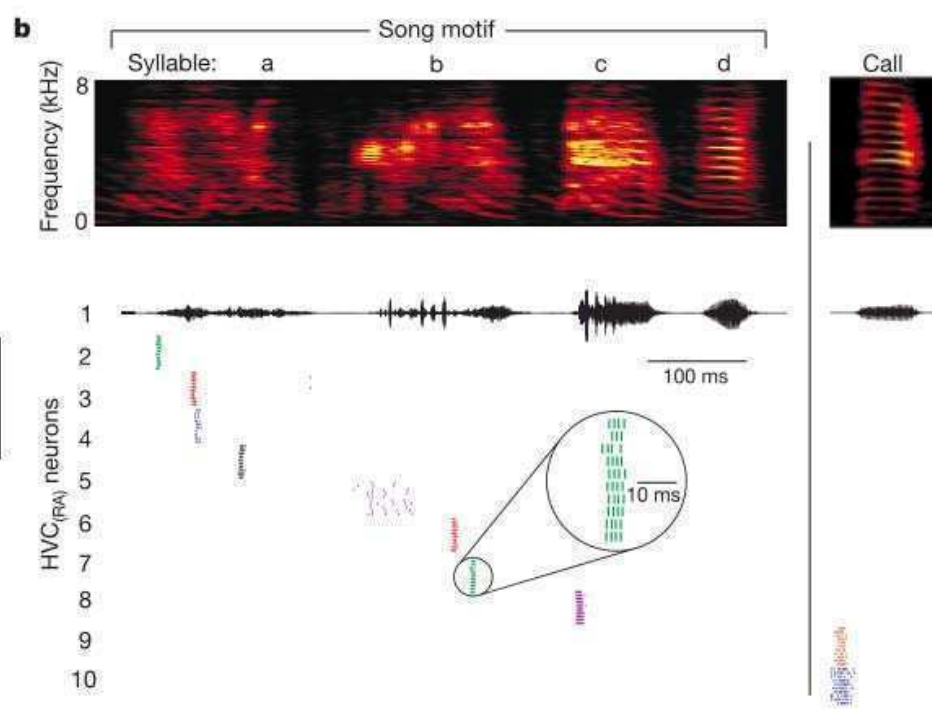


Figura 2.11: Neuronas proyectoras de HVC en RA en un diamante mandarín durante el canto - En el panel superior se muestra el sonograma correspondiente a un motivo de diamante mandarín. Los paneles inferiores muestran la actividad de algunas neuronas de HVC que proyectan sobre RA. Los autores encuentran que para muchas realizaciones de este motivo, la actividad de estas neuronas está asociada a instantes particulares de la vocalización. Adaptado de (38)

2. FENOMENOLOGÍA

que es el patrón de conexiones HVC-RA quien contiene la información temporal del canto del pájaro (38).

2.2.4. Un experimento notable. Canto de cerebros fríos.

Para poner a prueba la hipótesis de que HVC es el núcleo que controla la estructura temporal del canto, el grupo de Fee realizó en el 2008 un experimento notable (48). Existen experimentos in vitro realizados en ratas que muestran evidencia de que los procesos cerebrales dependen fuertemente de la temperatura del tejido neural (49, 50). En particular, la velocidad de los procesos cerebrales puede ser modificada manipulando la temperatura de algún sector de interés. Apoyándose en este hecho, el grupo de Fee intentó localizar la dinámica temporal en el sistema de control del canto. Si la circuitería de algún área particular del cerebro es la encargada de la estructura temporal del canto, el enfriamiento local de esa zona debería ralentizar algunos, sino todos, los procesos que finalmente son traducidos en vocalizaciones. Mas aún, si el control neuronal del canto está organizado con alguna jerarquía (es decir, si las diferentes escalas temporales del canto son controladas por la dinámica de áreas diferentes en el cerebro), debería ser posible identificar estas zonas mediante la manipulación local de la temperatura en estas áreas.

Los investigadores diseñaron un dispositivo, basado en el efecto Peltier, que es capaz de calentar o enfriar rápidamente áreas espacialmente localizadas dentro del cerebro. El efecto de enfriar el núcleo HVC es impresionante: a temperaturas bajas, los motivos de los cantos fueron producidos *mas lento* que los cantos de control (a temperatura normal). Todos los pájaros (diamantes mandarines, *Taeniopygia guttata*) analizados en (48) mostraron un incremento significativo de la duración de motivos (desde 16.9 a 44.9 %). Por si fuera poco, los cambios de temperatura en HVC tuvieron un efecto menor en la estructura acústica del canto: la velocidad del canto se redujo en todas las escalas temporales con una pequeña alteración de la estructura acústica. En la figura 2.12 se reproducen los resultados experimentales de Fee et. al. Se muestra la comparación de el sonograma para realizaciones del mismo motivo a diferentes temperaturas en diamantes mandarines.

A pesar de que los experimentos de enfriamiento del HVC sugieren que la estructura temporal fina de las sílabas está controlada por este núcleo, no se puede descartar la posibilidad de que haya otras áreas involucradas. En particular, la dinámica y la

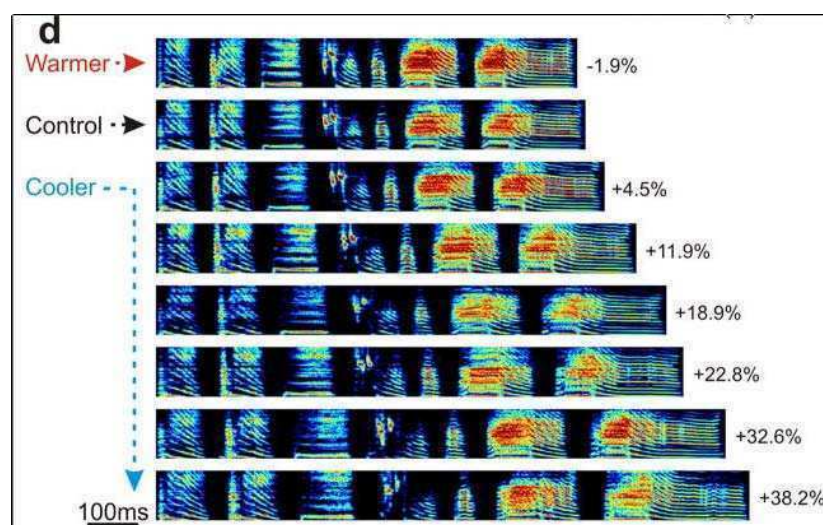


Figura 2.12: Modificación del canto cuando se enfría HVC en un diamante mandarín - En la figura se muestran varias realizaciones del mismo motivo para diferentes valores de temperatura del HVC. El efecto es sorprendente; al enfriar el HVC las vocalizaciones se estiran sin alterar significativamente su contenido acústico. Esto soporta la visión de que el control temporal de las vocalizaciones se encuentra íntegramente contenido en HVC. Adaptado de (48)

conectividad del núcleo RA, han sido implicadas en la generación de estas escalas temporales pequeñas. Por este motivo, Fee et. al. realizaron un experimento similar pero esta vez enfriaron el núcleo RA. Los investigadores no encontraron evidencia de que los cambios de temperatura en RA afectaran la duración de los motivos o los tiempos de las estructuras subsilábicas, sugiriendo que la dinámica del RA podría no contribuir significativamente a la estructura temporal del canto, al menos por ningún mecanismo que sea sensible a los cambios de temperatura dentro del rango manejado por los experimentadores.

2. FENOMENOLOGÍA

3

Modelo de baja dimensión para gestos de presión en canarios

3.1. Introducción

Durante la producción del canto, las aves oscinas producen grandes pulsos de presión en sus sacos aéreos. En estos pulsos, se transfiere energía a la labia que se encuentra en la juntura entre los bronquios y la tráquea, induciendo oscilaciones de la labia de alta frecuencia que son responsables de las modulaciones del flujo de aire, es decir, el sonido emitido. Para generar las diferentes sílabas, los canarios (*Serinus canaria*) utilizan un conjunto de patrones de presión en sus sacos aéreos que tienen morfologías características y que presentan un alto grado de estereotopía. En este capítulo mostramos estas formas distintas pueden aproximarse por soluciones subarmónicas de una forma normal forzada periódicamente. Este modelo sencillo fue construido a partir de la identificación de ciertos elementos dinámicos que permiten reproducir la morfología de un gesto particular. Llamativamente, la integración del mismo modelo para otros parámetros permite recuperar los otros patrones de presión utilizados en el canto. Mencionamos previamente que existe una correlación entre la morfología de los gestos y la velocidad de repetición: formas diferentes ocurren en intervalos de frecuencias bien definidos. Una interpretación de la diversidad de sílabas en términos de soluciones subarmónicas de un sistema no lineal sencillo nos permite explicar simultáneamente las características morfológicas de los gestos y las frecuencias a las que el canario las genera. Esto además sugiere una estrategia para la generación de patrones motores

3. MODELO DE BAJA DIMENSIÓN PARA GESTOS DE PRESIÓN EN CANARIOS

complejos con un sustrato neuronal mínimo.

Como fue discutido en el capítulo anterior, el canto del canario está estructurado jerárquicamente: sílabas tonales, breves y estereotipadas son repetidas muchas veces para formar *frases*. Estas son combinadas en orden variable para formar canciones (51). Típicamente, las diferentes frases consisten de sílabas repetidas que son emitidas con diferentes gestos de presión (17). Por ejemplo, el tipo de sílaba con la frecuencia de repetición mas alta ($30 - 60 \text{ Hz}$) en el canto del canario, es generado con un pulso expiratorio sostenido con pequeñas oscilaciones. Las frecuencias silábicas mas bajas ($< 30 \text{ Hz}$) son usualmente generadas con pulsos expiratorios cortos que se alternan con inspiraciones de corta duración (mini-inspiraciones). La actividad de los músculos siríngeos es fundamental en el control de la frecuencia de la sílaba (9, 16). Sin embargo, el proceso de fonación no ocurre hasta que el pájaro genera una presión respiratoria suficientemente alta y activa las oscilaciones de la labia mediante el flujo de aire (ver figura 3.1. Este proceso es similar a la manera en la que los humanos vocalizamos). En este trabajo nos concentramos en este último gesto motor: el responsable de los pulsos de presión en los sacos aéreos.

En este capítulo ponemos a prueba la hipótesis de que hay un único mecanismo dinámico subyacente, responsable de la diversidad de gestos de presión utilizados en las diferentes sílabas. Escribimos un sistema de ecuaciones de baja dimensión cuyas soluciones son similares a las series temporales experimentales. Probamos esta hipótesis mediante el ajuste de los parámetros de un sistema dinámico muy sencillo (una forma normal forzada), y mostramos que las soluciones numéricas del modelo pueden ajustar al mismo tiempo, las formas de los patrones de presión así como también, las duraciones relativas de los distintos tipos de gesto.

3.2. Construcción del modelo

3.2.1. La hipótesis

Para generar los patrones de presión precisos utilizados en la producción del canto, las aves oscinas utilizan una arquitectura neuronal compleja. El Circuito Motor es un conjunto de núcleos neuronales interconectados (cada uno de ellos compuesto de algunos cientos de neuronas) los cuales son indispensables para la generación del canto. El patrón de actividad eléctrica emergente de este sustrato físico es eventualmente

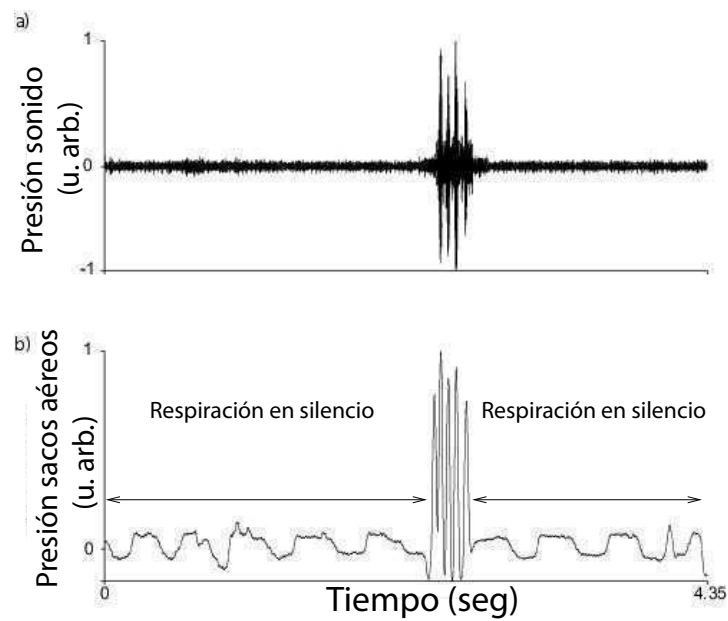


Figura 3.1: Sonido y presión en una llamada de canario - Durante la respiración silenciosa, la presión en los sacos aéreos oscila cerca de cero. Durante las vocalizaciones, la presión en los sacos aéreos es incrementada. Cada sonido emitido está asociado a un gran pulso expiratorio. La amplitud de estos pulsos es varias veces mayor que las fluctuaciones expiratorias durante el silencio.

3. MODELO DE BAJA DIMENSIÓN PARA GESTOS DE PRESIÓN EN CANARIOS

traducido en la actividad de los músculos que controlan los gestos respiratorios. Se han hecho intentos de implementar modelos exhaustivos para estos sistemas neuronales (27, 47). Sin embargo, el gran número de unidades neurales involucradas y la complejidad de las conexiones hacen que la exploración experimental resulte dificultosa. En este capítulo se pone a prueba la hipótesis de que, a pesar del gran número de grados de libertad del sistema, los patrones de presión medidos pueden ser aproximados por las soluciones de un sistema dinámico de baja dimensión. Para este propósito, implementamos una estrategia diferente. Construimos un sistema dinámico cuyas soluciones reproducen los patrones observados. Este sistema dinámico es en cierto sentido, minimal: es la forma normal de una singularidad lineal forzada.

La construcción de nuestro modelo se basa en la inspección del patrón de presión mostrado en la Fig. 3.2a. Este patrón está presente en todos los cantos, de todos los pájaros analizados. El gesto consiste de un pulso expiratorio largo, asociado a las sílabas emitidas en las frecuencias silábicas mas bajas. La medición de presión comienza en el valor promedio del régimen donde no ocurren vocalizaciones, luego ocurre un rápido incremento hasta que alcanza un valor elevado y permanece en este valor por una cantidad de tiempo determinada (típicamente de 200 *ms*). Finalmente, la presión regresa al valor inicial.

3.2.2. El modelo

Llamaremos al valor inicial de presión como el estado “apagado”, al valor alto al que se aproxima durante la vocalización lo llamaremos el estado “prendido”, y conjeturamos que el sistema dinámico que buscamos contiene ambos estados como diferentes puntos fijos atractores para diferentes valores de los parámetros. En otras palabras, en el escenario dinámico que proponemos, el sistema se encuentra inicialmente en un equilibrio estable del sistema dinámico buscado (el estado “apagado”). En un instante dado (indicado con (1) en la figura 3.2b), los parámetros del modelo fueron modificados de modo tal que el estado “apagado” deja de existir, y el sistema evoluciona hacia otro atractor (el estado “encendido”, indicado con (2) en la figura 3.2b). Luego de cierto tiempo, conjeturamos que los parámetros del modelo son cambiados nuevamente a sus valores originales; el estado “encendido” deja de existir y el sistema evoluciona al punto fijo original que representa el estado “apagado”. Una manera de escribir un sistema dinámico capaz de exhibir este comportamiento, es construirlo de modo tal que

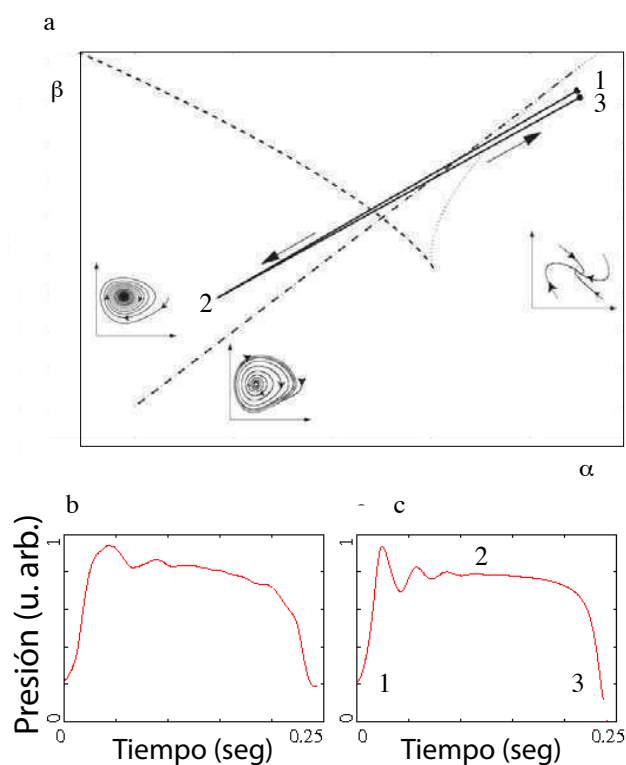


Figura 3.2: Diagrama de bifurcaciones del modelo autónomo y gesto de presión sintético y experimental - El diagrama de bifurcaciones del modelo autónomo propuesto en el texto (c). Las dos curvas que convergen en una *cusp* son bifurcaciones de saddle node. Entre estas dos curvas existen dos atractores, separados por un punto fijo nodo silla. La tercer curva en la figura es una curva de bifurcaciones de Hopf. Las flechas indican el camino recorrido en el espacio de parámetros que permite reconstruir el patrón experimental en (a). Integrando el model con parámetros dependientes del tiempo, representados por las flechas en (c), logramos sintetizar la serie temporal mostrada en (b)

3. MODELO DE BAJA DIMENSIÓN PARA GESTOS DE PRESIÓN EN CANARIOS

presente una bifurcación “cusp” (ver figura 3.2c). En esta bifurcación de codimensión dos, dos curvas de bifurcaciones “saddle-node” se intersectan en un punto en el espacio de parámetros. Para algunas regiones del espacio de parámetros, existen tres puntos fijos: dos atractores y un nodo-silla. Fuera de esta región, solo un atractor está presente. Asumiendo que nuestro sistema dinámico está cerca de una bifurcación de “cusp”, y que inicialmente los parámetros son tales que solo existe un punto fijo atractor (el estado “apagado”), el sistema puede saltar a un atractor distinto a medida que los parámetros son barridos a través de la región de tres puntos fijos del espacio de parámetros. El estado “encendido” nace junto con un nodo-silla, que luego colisiona con el estado “apagado” cuando los parámetros son variados más allá de la región de tres puntos fijos en el espacio de parámetros. Sin embargo, un sistema unidimensional que presente una bifurcación de “cusp” no sería apropiado para reproducir la dinámica observada. En la figura 3.2 vemos que cuando la presión se aproxima al valor que llamamos estado “encendido”, el sistema relaja al equilibrio luego de algunas oscilaciones amortiguadas de amplitud pequeña. Por tanto, conjeturamos que el sistema buscado tiene al menos dos dimensiones, y aún más, que el estado “encendido” debe corresponder a un atractor que de alguna manera esté cerca de una bifurcación de Hopf. En un espacio de parámetros bidimensional, las curvas de bifurcaciones saddle-node y Hopf deben encontrarse. Por este motivo, nuestros parámetros iniciales son elegidos de modo tal que una de las curvas de saddle-node mencionadas anteriormente, y la curva de bifurcaciones de Hopf, se intersecten. Construimos la forma normal correspondiente a esta singularidad lineal como:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= y \\ \dot{y} &= x^2 - xy - x^3 - x^2y,\end{aligned}\tag{3.1}$$

que corresponde a la forma normal de la bifurcación de Takens-Bogdanov. Incluimos los términos de tercer orden en nuestra forma normal de modo de permitir la existencia de tres puntos fijos. Los signos en la forma normal garantizan la existencia de una bifurcación de Hopf supercrítica, y la existencia de dos puntos fijos estables en su despliegue ¹. Nuestra afirmación es que los diferentes estados que despliega nuestro

¹En inglés *unfolding*

sistema son alcanzados por variaciones de los parámetros. Por este motivo, el despliegue de esta bifurcación con parámetros dependientes del tiempo nos lleva a considerar

$$\begin{aligned}\dot{x} &= y \\ \dot{y} &= \alpha(t) + \beta(t)x + x^2 - xy - x^3 - x^2y.\end{aligned}\tag{3.2}$$

En la figura 3.2b, mostramos la integración numérica de nuestro sistema dinámico a medida que los parámetros son barridos de acuerdo a la trayectoria en el espacio de parámetros ilustrada en la figura 3.2c. El sistema se encuentra originalmente en una región del espacio de parámetros donde solo existe un punto fijo atractor, luego los parámetros son modificados hacia una región donde existe otra solución de punto fijo con autovalores imaginarios y parte real negativa. Finalmente, los parámetros retoman sus valores iniciales. El valor de presión observado en nuestro modelo es representado por $p(t) = 2 - x(t)$ donde $x(t)$ es solución del sistema dinámico 3.3.

Para generar los diferentes patrones de presión, forzamos al sistema usando una forma particular de $\alpha(t)$ y $\beta(t)$, es decir

$$\begin{aligned}\dot{x} &= y \\ \dot{y} &= \alpha_0 + A\cos(\theta)\cos(\omega t) + (\beta_0 + A\sin(\theta)\cos(\omega t))x + x^2 - xy - x^3 - x^2y.\end{aligned}\tag{3.3}$$

fijamos los valores $\alpha_0 = 1$, $\beta_0 = 3$ y aplicamos un rescaleo del tiempo $t = 35\tau$. Estos parámetros tienen los mismos valores en el resto de las aves analizadas en este capítulo. El parámetro A representa la amplitud del forzante, ω es la frecuencia y θ determina la dirección del forzante en el plano (α, β) como se indica en la figura 3.2c.

Si quisiéramos sintetizar patrones de presión en los cuales este gesto básico es repetido, como es frecuente durante el canto, podemos repetir este forzante básico. Sin embargo, el modelo es no lineal, y por lo tanto el rango de frecuencias en los cuales el sistema responderá con este comportamiento sencillo es acotado. Para frecuencias del forzante mas altas, el sistema puede responder con soluciones subarmónicas.

3. MODELO DE BAJA DIMENSIÓN PARA GESTOS DE PRESIÓN EN CANARIOS

Queremos poner a prueba la hipótesis de que todos los patrones de presión involucrados en la generación de canto en canarios pueden ser aproximados por este simple modelo al cambiar sus parámetros. De esta manera, las formas distintivas de los patrones utilizados para generar las diferentes sílabas no sería arbitraria: las sílabas de una frecuencia silábica dada deberían presentar morfologías particulares, como se observa en los experimentos.

3.3. Resultados

3.3.1. Análisis de los resultados

Un resultado típico es ilustrado en la figura 3.3, en la cual mostramos la serie temporal experimental de la presión en los sacos aéreos (paneles superiores), y la serie temporal sintética obtenida mediante integración numérica de la forma normal forzada discutida en la sección anterior. De modo de generar las series temporales sintéticas que emulan el comportamiento durante un canto completo, efectuamos un conjunto de simulaciones numéricas. Utilizamos diferentes valores en los parámetros del forzante para generar los distintos tipos de patrón. En esta sección describimos brevemente el procedimiento efectuado para seleccionar estos conjuntos de parámetros.

En el panel superior de la figura 3.3a se muestran los patrones de presión experimentales registrados en uno de los sujetos. La figura 3.3b muestra el diagrama de retornos cercanos de la serie experimental (52, 53). Las líneas aproximadamente horizontales sugieren recurrencia en ciertos segmentos del canto. Para un segmento dado de la serie temporal, cuyo comportamiento exhiba recurrencia, la diferencia en alturas de las líneas horizontales que ocurren en el diagrama de retorno cercanos, indica el tiempo característico de dicha recurrencia (es decir, su período aproximado). Sugerentemente, las diferentes alturas de las líneas horizontales correspondientes a diferentes segmentos con comportamiento recurrente no son completamente arbitrarias. Por ejemplo, las alturas de los dos primeros segmentos están en una relación 1 : 3. Este comportamiento sería consistente con la hipótesis de que estas recurrencias son respuestas subarmónicas diferentes de un sistema forzado periódicamente con frecuencias similares.

Cada serie temporal experimental fue entonces dividida en segmentos de menor duración, durante los cuales el diagrama de retornos cercanos exhibe líneas aproximadamente horizontales. Cada uno de estos segmentos corresponde a diferentes tipos de patrón

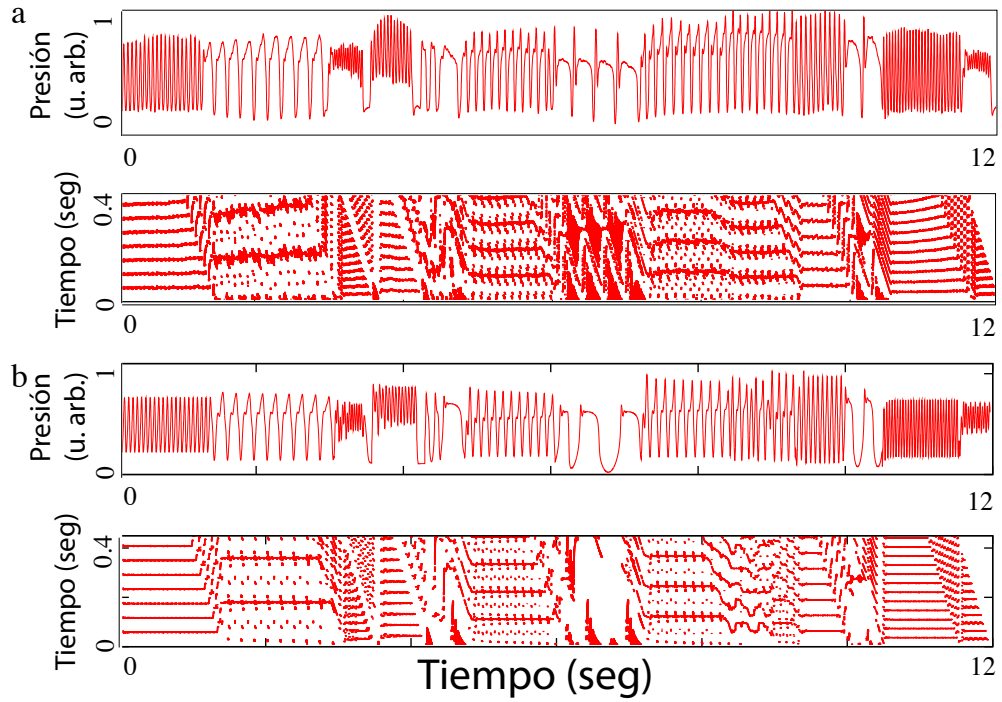


Figura 3.3: Patrones de presión en un canto completo y soluciones del modelo que aproximan los datos - El registro experimental de la presión en los sacos aéreos en el canario 1 durante un canto completo (a). El diagrama de retornos cercanos correspondiente a la serie temporal experimental (b). Las líneas horizontales muestran la existencia de recurrencias. Una serie temporal sintética de los gestos de presión obtenido mediante la integración numérica de las ecuaciones del modelo propuesto en el texto. Los valores de (A, θ, ω) fueron modificados de modo de que los diferentes patrones de presión pudieran ser bien aproximados, y fueron mantenidos en valores constantes durante el tiempo en que se repite el mismo tipo de patrón (c). El diagrama de retornos cercanos de la solución sintética (d).

3. MODELO DE BAJA DIMENSIÓN PARA GESTOS DE PRESIÓN EN CANARIOS

de presión. De esta manera, cada segmento registrado del patrón de presión es casi periódico y fueron aproximados utilizando diferentes soluciones periódicas de nuestro modelo.

Los parámetros ajustados son los que corresponden a los términos del forzante y una escala de tiempo. El forzante está determinado por su amplitud A , su frecuencia ω y su dirección θ en el plano (α, β) (ver figura 3.2c).

3.3.2. Estimación de los parámetros

Como fue mencionado en la sección anterior, el campo vector utilizado para modelar nuestros datos experimentales fue inspirado por un tipo de órbita específico. Exploramos numéricamente las soluciones diferentes que ocurren a medida que los parámetros del forzante son modificados en un gran dominio. Un estudio sistemático de las soluciones mostró que muchas características morfológicas encontradas en las órbitas experimentales pueden ser recuperadas. En conjuntos abiertos del espacio de parámetros, pudimos encontrar soluciones que lucen como una oscilación armónica, oscilaciones pequeñas montadas sobre un nivel de *c.c.*, así como también órbitas que presentan pequeños “rulos”. Esta es una observación notable. Los sistemas dinámicos no lineales pueden ser clasificados de acuerdo a la organización topológica de sus órbitas periódicas. En otras palabras, no todo sistema dinámico presenta un rango de soluciones periódicas que reproduzcan un conjunto dado de morfologías arbitrarias. El hecho de que aproximando un tipo particular de patrón pudimos reproducir (para los valores correctos de los parámetros del forzante) el resto de los patrones experimentales, construye confianza en el modelo simple que proponemos. Adicionalmente, nos sugiere la implementación de un procedimiento algorítmico para el ajuste de los parámetros del forzante. Para ajustar aquellos segmentos que presentan un comportamiento recurrente claro, el primer paso fue elegir un conjunto de parámetros para los cuales el campo vector presentara soluciones con características morfológicas similares a las observadas. Luego, aplicamos un algoritmo para minimizar una función que mide la diferencia entre la señal sintética y los datos experimentales.

Definimos la función de costo del sistema $C(p)$ como

$$C(\mathbf{p}) = \frac{1}{T_{\text{exp}}} \int_0^{T_{\text{exp}}} (\mathbf{X}(\mathbf{p}, t) - \mathbf{E}(t))^2 dt \quad (3.4)$$

donde $E(t)$ representa la serie experimental, $\mathbf{p} = (\mathbf{A}, \omega, \theta)$ son los parámetros del forzante, T_{exp} es la duración en segundos del segmento analizado, y $X(p, t)$ es una solución del sistema 3.3 integrado para valores de los parámetros \mathbf{p} y condiciones iniciales fijas. El rango de T_{exp} va desde $1seg$ a $4seg$ dependiendo del patrón analizado. Nuestro objetivo fue encontrar mínimos locales de esta función para determinar los conjuntos de parámetros que mejor aproximan a cada tipo de patrón. Todos los patrones generados por el modelo, mostrados en este capítulo, corresponden a mínimos locales de esta función.

La hipótesis que queremos poner a prueba, es si acaso la subarmonicidad puede ser responsable de la diversidad observada en los patrones medidos. Para ello iniciamos un procedimiento algorítmico en regiones del espacio de parámetros tales que sus soluciones subarmónicas tuvieran morfologías similares a las observadas. Nuestras simulaciones mostraron que el parámetro θ fue crítico: algunas soluciones subarmónicas no se encuentran por fuera de un pequeño rango de este parámetro. Una vez encontrado el valor de θ que permite la presencia de los subarmónicos deseados, implementamos un método de descenso por gradiente para encontrar mínimos locales de la función de costo. Para cada mínimo encontrado, chequeamos que el patrón sintético reprodujera las características morfológicas básicas descriptas en la sección anterior.

En todas nuestras búsquedas de parámetros, las condiciones iniciales correspondieron al estado “apagado”. Ningún comportamiento transitorio fue eliminado en nuestra simulación numérica. Por lo tanto, aproximar el segmento recurrente experimental correctamente requirió además, que la solución fuera suficientemente estable como para converger rápidamente al patrón deseado. Este requerimiento nos permitió reproducir sintéticamente cantos largos compuestos de varios tipos diferentes de patrón de presión. Esto puede verse en las figuras 3.3, 3.6, 3.7, para las cuales fue utilizada una única condición inicial. Para simular un canto largo, solo tuvimos que cambiar las características del forzante en los momentos apropiados, sin cambiar los valores de las variables de estado. Es importante notar que varios patrones pueden ser aproximados por diferentes soluciones. Por ejemplo, un patrón dado puede ser aproximado con una solución de periodo tres, cuyo forzante tendría una frecuencia $\omega_f = \omega/3$, o como una solución de periodo uno, con una frecuencia del forzante de $\omega_f = \omega$. En estos casos ambiguos, la solución que arrojara el menor valor al ser evaluada en la función de costo fue elegida.

3. MODELO DE BAJA DIMENSIÓN PARA GESTOS DE PRESIÓN EN CANARIOS

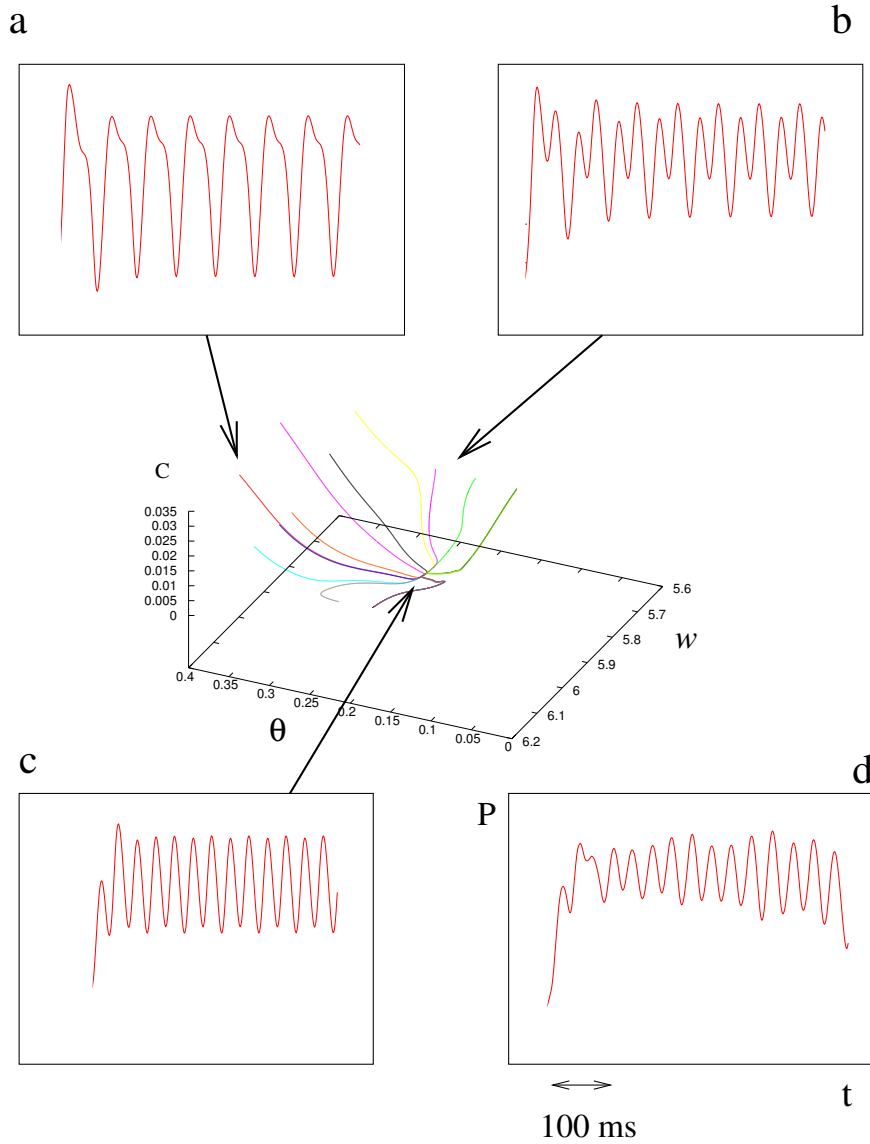


Figura 3.4: Estimación de parámetros por gradiente - Una ilustración del método de minimización de funciones por gradiente aplicado al ajuste de los datos experimentales con soluciones del modelo. Con parámetros iniciales que dan lugar a las series temporales de los paneles a y b, iniciamos una búsqueda de los parámetros que minimizan C , la función de costo que mide, para cada conjunto de parámetros, la diferencia entre una solución sintética integrada con estos parámetros, y los datos experimentales. El panel c muestra la solución obtenida para los parámetros óptimos, que aproxima los datos experimentales en el panel d.

Luego de que una zona de búsqueda inicial en el espacio de los parámetros fue identificada, computamos

$$G_i = C(p + dp_i) - C(p), i = 1, 2, 3 \quad (3.5)$$

donde dp_i fue elegido como $dp_i = 0.000001$. Esta cantidad puede pensarse como el gradiente de la función de costo. El algoritmo mueve los parámetros a lo largo de un camino en el espacio de parámetros, de modo tal de que en cada paso el valor $C(p)$ evolucione a valores menores. Esto se logró cambiando \mathbf{p} en la dirección del gradiente por una cantidad kG_i con $k = 0.001$. El algoritmo termina cuando $G_i < \epsilon$ con $\epsilon = 0.000001$ y por tanto garantiza que una perturbación dp_i de la solución $X(p, t)$ conduce a valores mayores de $C(p)$ y por tanto, mas alejada de los datos experimentales.

En la tabla 1 mostramos los parámetros encontrados al aproximar tres registros experimentales correspondientes a cantos completos de tres pájaros distintos. Como mostramos en la figura 3.5 existen cúmulos de parámetros cuando agrupamos por tipo de patrón. Notablemente, los distintos pájaros, que no fueron contemporáneos en el laboratorio, y fueron comprados siendo adultos de diferentes criadores (por lo tanto, expuestos a diferentes tutores), presentan patrones de presión que pueden ser aproximados por el mismo sistema dinámico, con parámetros bien agrupados.

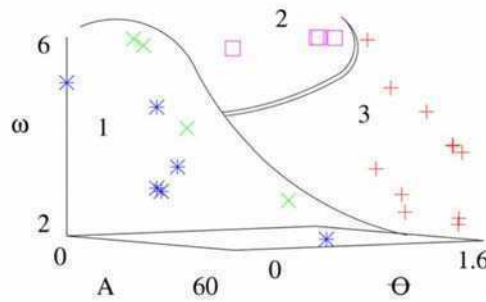


Figura 3.5: Datos experimentales en el espacio de parámetros - Los parámetros ajustados en el espacio (A, θ, ω) se listan en la tabla I. Puntos distintos son asociados con diferentes tipos de patrones de presión. Estos se encuentran en regiones del espacio de parámetros para las cuales el modelo presenta diferentes soluciones subarmónicas. Las líneas continuas representan las fronteras de estas regiones. Los patrones del tipo 1 y 4 son representados en las mismas regiones debido a que ambos corresponden a soluciones de período 1 de nuestro sistema dinámico forzado

3. MODELO DE BAJA DIMENSIÓN PARA GESTOS DE PRESIÓN EN CANARIOS

<i>BirdNumber</i>	<i>A</i>	θ	ω	Pattern type
1	55	0.02	4.89	1
1	30	0.03	3.08	1
2	35	0.09	3.1	1
3	35	0.09	4.55	1
3	30	0.1	3.51	1
3	45	0.15	5.72	4
1	42.98	0.16	5.61	4
1	43.03	0.35	4.08	4
3	40	0.5	5.52	2
2	24.88	0.5	2.87	4
2	25.9	0.68	2.13	1
3	14.97	0.72	3.46	3
2	10.85	0.78	2.69	3
1	12.4	0.79	3	3
3	36	0.8	5.69	2
3	36	0.81	5.69	2
1	36.05	0.88	5.67	2
1	23.45	0.92	4.83	3
1	30.4	0.93	5.66	3
2	9.55	0.99	2.44	3
2	9.98	1	2.55	3
1	19.96	1.02	4.4	3
2	15.95	1.07	3.8	3
2	16.1	1.07	3.81	3
2	15.4	1.1	3.69	3

Cuadro 3.1: Parámetros encontrados al aproximar tres registros experimentales correspondientes a cantos completos de aves diferentes. La referencia al tipo de patrón se indica en la figura 3.7. Los parámetros son presentados en orden descendiente de θ .

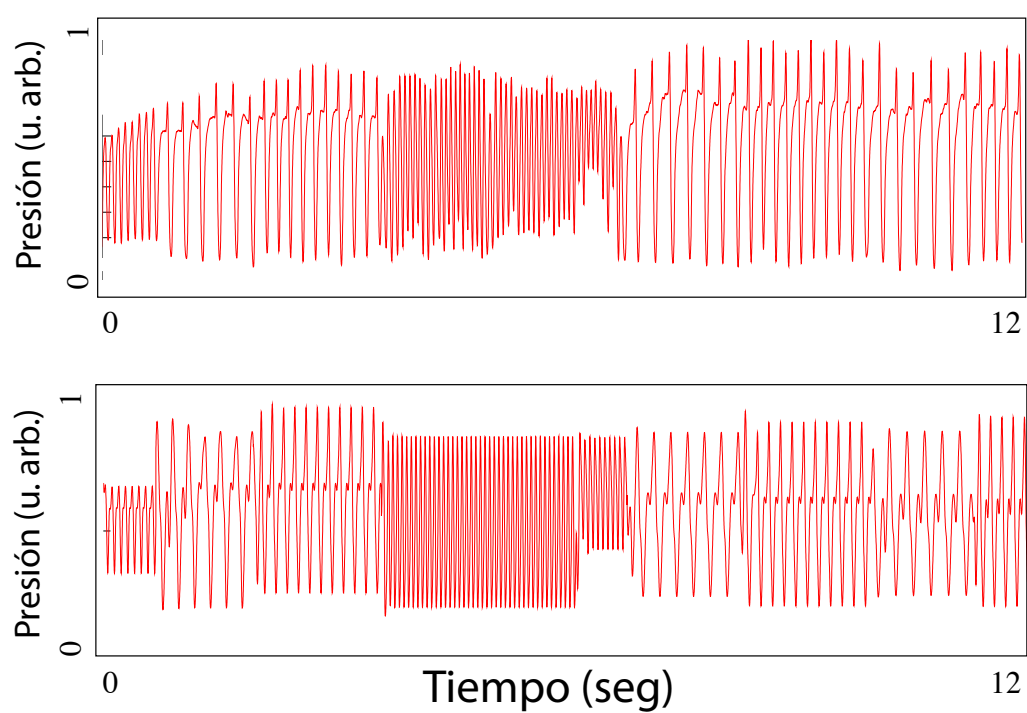


Figura 3.6: Patrón de presión experimental y comparación con el modelo - El registro experimental (a) y la solución sintética (b) para el pájaro número 2. Los parámetros fueron cambiando en la integración numérica en los instantes en los que ocurre un cambio de tipo de patrón en los datos experimentales.

3. MODELO DE BAJA DIMENSIÓN PARA GESTOS DE PRESIÓN EN CANARIOS

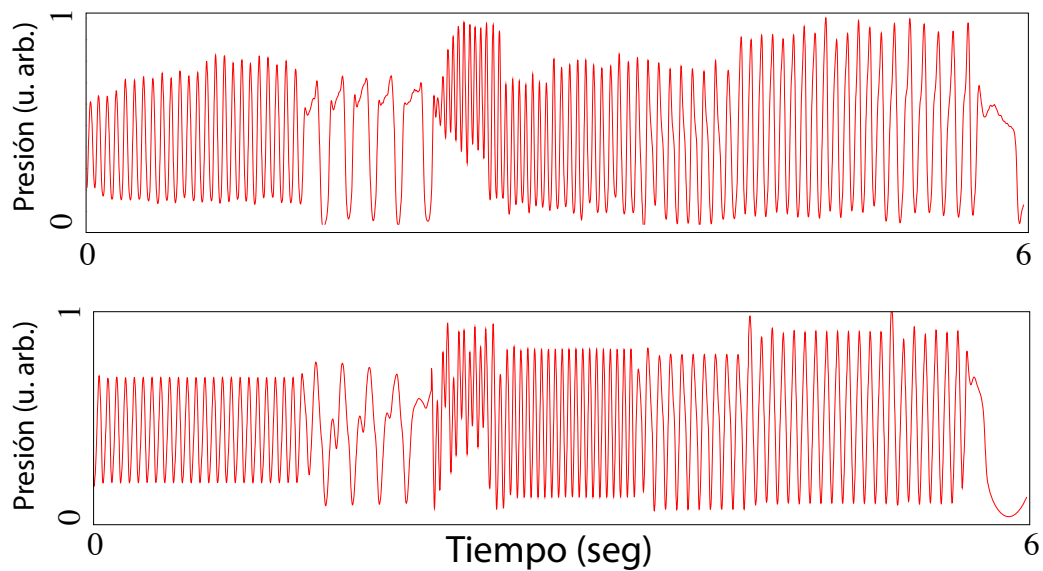


Figura 3.7: Patrón de presión experimental y comparación con el modelo - El registro experimental (a) y la solución sintética (b) para el pájaro número 3. Los parámetros fueron cambiando en la integración numérica en los instantes en los que ocurre un cambio de tipo de patrón en los datos experimentales.

3.4. Conclusiones

En este capítulo propusimos un sistema de ecuaciones diferenciales acopladas para modelar los patrones de presión en los sacos aéreos de canarios (*Serinus canaria*) durante la producción del canto. A pesar de la complejidad exhibida por estos patrones, pudimos encontrar soluciones de este modelo que reflejan las características principales observadas. Para proponer este modelo analizamos un tipo particular de patrón, y construimos una transición entre estados dinámicos sencillos que dieran lugar a una serie temporal similar a la experimental. El sistema dinámico propuesto es una forma normal que presenta estos elementos dinámicos. Sorprendentemente, cuando exploramos numéricamente el sistema para otros conjuntos de parámetros, encontramos soluciones similares a los otros patrones observados.

El acuerdo es cualitativo y cuantitativo. De hecho, implementamos un sencillo método de descenso por gradiente para ajustar los parámetros en nuestro sistema dinámico. Al hacerlo, corroboramos que pájaros diferentes presentan patrones que pueden ser aproximados por parámetros que están bien agrupados. La razón de este agrupamiento es que los diferentes patrones son aproximados por soluciones subarmónicas del un sistema no lineal forzado. Las diferentes soluciones subarmónicas existen en regiones acotadas del espacio de parámetros conocidas como *lenguas de Arnold*, y por lo tanto el agrupamiento de los diferentes tipos silábicos está asociado con estas estructuras.

No todo conjunto de series temporales puede ser aproximado por las soluciones de un único sistema de baja dimensión. Los sistemas dinámicos pueden ser clasificados por la organización topológica de sus diferentes soluciones periódicas (54). En un sistema no lineal de tres dimensiones, la organización de anudamiento entre diferentes órbitas periódicas, el auto-anudamiento de una única órbita, o su tipo de nudo (53) debe satisfacer un conjunto específico de condiciones. Por tanto, la existencia de un modelo de baja dimensión para los diferentes patrones de presión usados en frases por canarios cantando, sugiere que a pesar de la complejidad de la arquitectura neuronal utilizada para generar estas instrucciones fisiológicas, esta debe actuar colectivamente de modo tal que, en última instancia se traduzca a una instrucción de baja dimensión. Señalamos aquí, que a pesar de esta reducción de dimensionalidad, la diversidad entre morfologías

3. MODELO DE BAJA DIMENSIÓN PARA GESTOS DE PRESIÓN EN CANARIOS

es sorprendente, y sugiere una estrategia para obtener comportamiento diverso: el uso de la subarmonicidad de un sustrato neuronal no lineal.

Trabajos previos han sugerido que los patrones de presión pueden exhibir comportamiento subarmónico (19), (55). No obstante, estos esfuerzos exploraron matemáticamente modelos de tasa de disparo para las actividades de arquitecturas neuronales específicas que pudieran ser responsables de la generación de instrucciones. Diferentes arquitecturas pueden exhibir este comportamiento. En este capítulo realizamos un ajuste sistemático de todas las sílabas en tres cantos completos de tres aves distintas, usando un modelo dinámico. Los elementos dinámicos que fueron necesarios para la construcción de este sistema (que por ser una forma normal, su complejidad es en algún sentido minimal) tienen que estar presentes en la implementación matemática de otros modelos neurales propuestos para el fenómeno observado.

No todas las aves oscinas poseen un canto compuesto de sílabas repetidas. Otra especie bien estudiada, el diamante mandarín (*Taeniopygia guttata*) construye su canto con una secuencia estereotipada de sílabas que presentan un amplio rango de propiedades acústicas, y por lo tanto la estrategia para generar sus patrones de presión parece ser distinta a la descrita en este capítulo. Aún así, es valioso explorar si acaso otras especies cuyos cantos se componen de elementos repetidos utilizan subarmonicidad para generar diversidad con un sustrato no lineal mínimo.

4

Gestos motores complejos

4.1. Introducción

En el reino animal, el comportamiento es el resultado de la interacción entre un sistema nervioso complejo y un aparato periférico que debe ser controlado de forma robusta. Por esta razón, los patrones motores requieren de cierto grado de simplicidad y regularidad. Al mismo tiempo, la necesidad de desarrollar diferentes tareas requiere usualmente de una diversidad de patrones motores cualitativamente distintos.

Se ha sugerido previamente, en diferentes casos, que esta diversidad puede deberse a la existencia de diferentes soluciones del sistema dinámico no lineal que regula la actividad de partes del sistema nervioso. Por ejemplo, las simetrías espacio-temporales de activaciones en cuadrúpedos (caminar, paso, trote) han sido interpretadas como rupturas de simetría en las soluciones de un sistema dinámico que describe un generador de patrones centrales (56). En el capítulo anterior mostramos que los patrones de presión utilizados por canarios durante el canto pueden ser aproximados por soluciones subarmónicas de un simple sistema no lineal de baja dimensión, forzado periódicamente (57). Dado que el sustrato neuronal involucrado en la generación de canto involucra un gran número de unidades dinámicas (neuronas, o subpoblaciones de neuronas sincronizadas), emerge la pregunta de como obtener dinámica no trivial, de baja dimensión, a partir de esta arquitectura neuronal compleja.

Desde el punto de vista de la dinámica, el problema de muchas unidades no lineales interactuando es enormemente complicado. Kuramoto (28) propuso un modelo simplificado para estudiar el comportamiento de una gran población de osciladores biológicos acoplados.

4. GESTOS MOTORES COMPLEJOS

Realizó la descripción de cada unidad en términos de su fase, asumió un único coeficiente de acople, y también eligió una forma funcional simple para describir el acople entre las unidades interactuantes. Bajo estas hipótesis, fue capaz de demostrar que cuando el coeficiente de acople excede cierto valor crítico, comienzan a aparecer subconjuntos de unidades mutuamente sincronizados, y por tanto, comportamiento coherente a nivel macroscópico. Desde entonces, una variedad de problemas similares fueron estudiados, los argumentos intuitivos de Kuramoto fueron explorados desde el punto de vista matemático y se propusieron aplicaciones (30). Recientemente se reportó un avance notable en el campo. Ott y Antonsen (29) mostraron que el modelo de Kuramoto presenta una variedad invariante (en muchos casos, atractora (34)) que consiste en una colección de estados para los cuales la dinámica macroscópica se vuelve de baja dimensión. De acuerdo a este marco de trabajo, una población de comunidades interconectadas debería ser capaz de exhibir dinámica de baja dimensión no trivial.

Las ecuaciones de fase no solo son una representación adecuada de dinámica oscilatoria. También pueden describir la dinámica de una clase de sistemas excitables. Este es el caso cuando el sistema dinámico está cerca, en el espacio de parámetros, de sufrir una bifurcación de saddle-node en un ciclo límite (*SNILC*, por las siglas en inglés). Para estos sistemas, en el desdoblamiento de la bifurcación se encuentran dos regímenes cualitativamente distintos. En el primero, un nodo-silla y un nodo coexisten, con la variedad inestable del nodo-silla coincidente a la variedad estable del atractor. En el segundo régimen, el sistema exhibe dinámica oscilatoria. La transición ocurre a medida que el nodo-silla y el nodo colisionan. Este escenario dinámico (conocido como excitabilidad de clase I (32)) esta presente por ejemplo, en una arquitectura neuronal muy común llamada oscilador neural, que consiste de una subpoblación de unidades excitatorias acopladas a otra subpoblación de unidades inhibitorias (27). Una descripción mas detallada de los diferentes comportamientos dinámicos presentados por esta red puede encontrarse en (27),

En este capítulo, exploramos la dinámica de una población infinitamente grande de unidades excitables cuya dinámica es descripta individualmente por ecuaciones de fase, con acople sinusoidal global, y forzante externo. En términos de la discusión previa, esto podría pensarse como la idealización de un gran conjunto de osciladores neurales (cada uno compuesto de subpoblaciones de unidades excitatorias acopladas a subpoblaciones de unidades inhibitorias) forzado periódicamente. Veremos que la actividad promedio

de la población forzada obedece una ecuación diferencial no lineal capaz de exhibir soluciones no triviales.

Como caso de estudio analizamos los datos de presión en sacos aéreos de canarios. Algunos elementos de la neuroanatomía en las áreas premotoras en el cerebro sugieren que es pertinente analizar estos datos a partir de los resultados discutidos en este capítulo. Encontramos que los patrones de presión utilizados para generar las diferentes sílabas pueden ser aproximados por las soluciones de las ecuaciones que dictan la dinámica del parámetro de orden. Este parámetro describe el comportamiento colectivo de redes de unidades excitables acopladas al ser forzadas periódicamente.

4.2. Modelo extenso

El estudio de las características genéricas presentadas por sistemas compuestos de un gran número de osciladores acoplados tiene una larga historia (30). En parte, esto se debe al amplio rango de áreas donde este problema es relevante. Kuramoto hizo una contribución seminal al campo mediante la introducción de un modelo matemático simplificado que permite algún tratamiento analítico. La dinámica de cada oscilador es descrita en términos de su fase, y los términos de acople entre los diferentes osciladores se asume sinusoidal, simplificando el análisis del modelo. Mediante la introducción de una función de campo medio, Kuramoto obtuvo un indicador de la coherencia de las unidades. Encontró que los osciladores son forzados por el campo medio, y dependiendo de sus parámetros, estos pueden sincronizarse al mismo. Recientemente, Ott y Antonsen (29) mostraron que el modelo de Kuramoto presenta una variedad invariante, es decir, un conjunto de estados para los cuales la dinámica macroscópica resulta de baja dimensión. Esta estrategia fue aplicada ulteriormente para resolver problemas similares, como la dinámica de un conjunto de osciladores acoplados forzados periódicamente (58).

En este capítulo exploramos la dinámica de un conjunto de osciladores excitables acoplados sujetos a un forzante periódico. Como mencionamos en la sección anterior, es frecuente encontrar arquitecturas neuronales compuestas de osciladores neurales acoplados, es decir, subpoblaciones de neuronas excitatorias e inhibitorias interconectadas. Para un rango amplio del espacio de parámetros, los osciladores neurales presentan dinámica excitable: a menos que sean perturbados, permanecen en equilibrio; luego de la perturbación, el regreso al equilibrio puede ocurrir de dos maneras cualitativamente

4. GESTOS MOTORES COMPLEJOS

distintas. En los osciladores neurales, la excitabilidad se pierde en una bifurcación *SNILC* (saddle node in limit cycle), dando lugar a oscilaciones que nacen con amplitud no nula y frecuencia arbitrariamente pequeña (27). Una simple ecuación de fase captura este tipo de dinámica:

$$\dot{\theta} = \omega - \gamma \sin(\theta) \quad (4.1)$$

Si $\frac{\omega}{\gamma} < 1$, el sistema tiene dos puntos fijos, uno estable y el otro inestable. La separación de estos puntos fijos depende del radio $\frac{\omega}{\gamma}$. El comportamiento cualitativo de este sistema se ilustra en la figura 4.1, en la cual mostramos la respuesta del sistema a diferentes condiciones iniciales. Si las condiciones iniciales están cerca del estado “quiescent”, el sistema decae rápidamente al punto fijo estable, mientras que para condiciones iniciales por encima de cierto umbral, la respuesta del sistema consiste de una larga excursión por el espacio de fases.

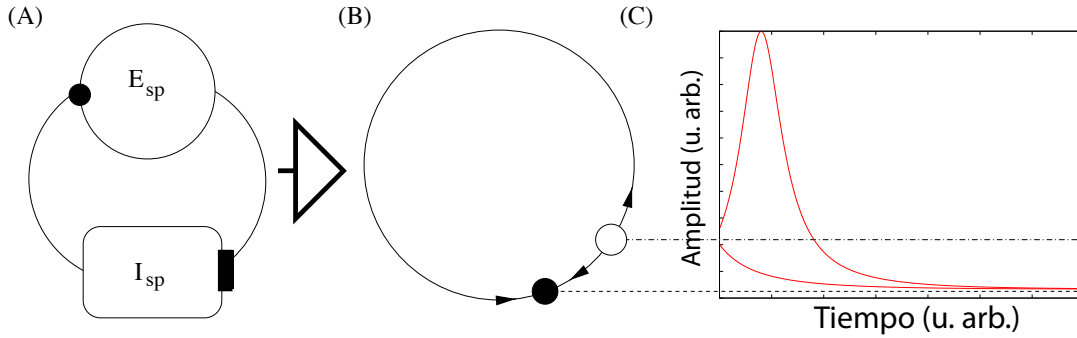


Figura 4.1: Oscilador de fase excitable - (A) Esquema de un oscilador neural. El círculo superior representa una subpoblación excitatoria de neuronas y el rectángulo representa una subpoblación de neuronas inhibitorias. (B) Una representación matemática del oscilador neural utilizando un oscilador de fase excitable. Las características dinámicas principales del oscilador neural cerca de una bifurcación SNILC² son capturadas por este modelo sencillo. (C) El comportamiento cualitativo del modelo de oscilador de fase. Para condiciones iniciales por debajo del umbral (indicado por la línea a trazos) la solución es un decaimiento rápido al punto fijo estable, mientras que para condiciones iniciales por encima del umbral el sistema realiza una gran excursión por el espacio de fases. Esto significa que perturbaciones pequeñas del punto fijo estable resultan en decaimientos rápidos al equilibrio. Cuando las perturbaciones son lo suficientemente grandes, la respuesta del sistema es cualitativamente distinta.

En lo que sigue, las unidades forzantes serán representadas matemáticamente con

osciladores de fase. Asumimos que hay un acople global entre todas las unidades excitables forzadas, acople global entre las unidades forzantes, y un acople dirigido desde las unidades forzantes hacia la red de unidades excitables (ver figura 4.2).

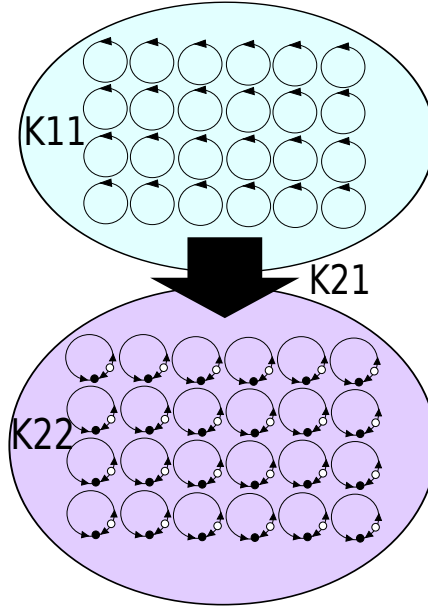


Figura 4.2: Una población de osciladores de fase fuerza una población de osciladores excitables. - En la figura se representa el modelo extenso que describimos en promedio. Los círculos grandes que engloban los osciladores representan el acople global entre las unidades forzantes y el acople global entre las unidades forzadas. La flecha indica que la población 1 fuerza a la población 2.

De esta manera tenemos dos conjuntos de osciladores de fase. El conjunto 1 corresponde al conjunto forzante, mientras que el conjunto 2 corresponde al conjunto excitable forzado. Utilizamos letras griegas para indicar el número de población y letras latinas para indexar los elementos dentro de un conjunto. Utilizando esta notación obtenemos el modelo extenso completo,

$$\dot{\theta}_i^\sigma = \omega_i^\sigma - \gamma_i^\sigma \sin(\theta_i^\sigma) + \sum_{\sigma'=1}^2 \frac{K_{\sigma\sigma'}}{N^{\sigma'}} \sum_{j=1}^{N^{\sigma'}} \sin(\theta_j^{\sigma'} - \theta_i^\sigma), \quad (4.2)$$

donde para cada población la frecuencia natural del oscilador i -ésimo esta dada por ω_i^σ . El parámetro que controla la naturaleza excitable de cada oscilador es γ_i^σ , el número de osciladores en la población es N^σ y $K_{\sigma\sigma'}$ corresponde a la matriz de conectividades.

4. GESTOS MOTORES COMPLEJOS

En el límite $N^\sigma \rightarrow \infty$, estas poblaciones pueden ser descriptas en términos de funciones de densidades de probabilidad $f^\sigma(\theta, \omega, t)$, con $\sigma = 1, 2$. La evolución de f^σ esta dada por la ecuación de continuidad ³.

$$\frac{\partial f^\sigma}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial \theta}(f^\sigma v^\sigma) = 0, \quad (4.3)$$

aquí la velocidad v está dada por:

$$v^\sigma(\theta^\sigma, \omega, t) = \omega^\sigma - \gamma^\sigma \sin(\theta^\sigma) + \sum_{\sigma'=1}^2 K_{\sigma\sigma'} \int_{-\infty}^{\infty} \int_0^{2\pi} \sin(\theta' - \theta^{\sigma'}) f^{\sigma'}(\theta', \omega, t) d\theta' d\omega. \quad (4.4)$$

De esta manera, el estado del sistema esta descripto por las funciones de densidad f^σ . Hemos definido f de modo tal que la fracción de osciladores con fases entre θ and $\theta + d\theta$ y frecuencias naturales entre ω y $\omega + d\omega$ esté dada por $f(\theta, \omega, t) d\theta d\omega$. Por lo tanto, para que cerrar el sistema necesitamos que se cumplan las siguientes ecuaciones:

$$\left\{ \begin{array}{ll} \int_{-\infty}^{\infty} \int_0^{2\pi} f^\sigma(\theta, \omega, t) d\theta d\omega & = 1 \\ \int_0^{2\pi} f^\sigma(\theta, \omega, t) d\theta & = g^\sigma(\omega) \end{array} \right\}. \quad (4.5)$$

Como sugiere Kuramoto, definimos el parámetro de orden del sistema,

$$r^\sigma(t) = \sum_{\sigma'=1}^2 K_{\sigma\sigma'} z^{\sigma'}, \quad (4.6)$$

donde z^σ es el promedio complejo de los osciladores en la población σ -ésima, dado por la siguiente ecuación:

$$z^\sigma = \int_{-\infty}^{\infty} \int_0^{2\pi} e^{i\theta} f^\sigma(\theta, \omega, t) d\theta d\omega. \quad (4.7)$$

Con estas definiciones, la velocidad 4.4 se simplifica a:

³La ecuación de continuidad expresa que la probabilidad f se conserva localmente. La cantidad de probabilidad que sale de un elemento de volumen por unidad de tiempo en el espacio (θ, ω) esta dada por $\int f(\theta, \omega, t) \cdot (v_\theta, v_\omega) d\vec{S}$. Como la distribución de frecuencias se asume estacionaria ($\dot{\omega}_i = 0$) tenemos $v_\omega = 0$. Por el teorema de la divergencia podemos relacionar la integral de superficie con una integral sobre el volumen $\int f \cdot (v_\theta, 0) d\vec{S} = \int \nabla \cdot (f v_\theta) dV$. Para no crear ni destruir probabilidad, el flujo de $f \cdot v$ que sale a través de una superficie debe ser igual a la tasa de cambio de f en el tiempo $\frac{\partial}{\partial t} \int f dV = - \int \nabla \cdot (f v_\theta) dV$. Esto debe valer para todo elemento de volumen y para todo instante. Obtenemos asi la forma diferencial $\frac{\partial f}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial \theta}(f \cdot v) = 0$. Mas generalmente, dada f y un flujo asociado $f\vec{v}$, la ecuación de continuidad es $\frac{\partial f}{\partial t} + \nabla \cdot (f\vec{v}) = 0$

$$v^\sigma(\theta^\sigma, \omega, t) = \omega^\sigma + \frac{\gamma^\sigma}{2i}(e^{i\theta^\sigma} - e^{-i\theta^\sigma}) + \frac{1}{2i}(e^{-i\theta^\sigma} r^\sigma - e^{i\theta^\sigma} r^{\sigma*}), \quad (4.8)$$

donde el súper índice * indica conjugación compleja. Asumiremos que es suficiente caracterizar a la población forzante mediante una fluctuación armónica. Representamos esto haciendo $\gamma^{\sigma=1} = 0$ and $K_{12} = 0$. De esta manera reducimos esta población a una cuyo comportamiento corresponde al caso estudiado por Kuramoto. Es sabido que por encima de cierto umbral en la intensidad del acople K_{11} , los osciladores se sincronizan. De esta manera obtenemos las fluctuaciones coherentes que necesitamos para representar un forzante armónico. Además, cambiando este parámetro podemos controlar la amplitud de las fluctuaciones. Simplificaremos la notación y fijamos $\gamma^{\sigma=2} = \gamma$ como un parámetro del modelo.

Una estrategia convencional para atacar este tipo de problemas consiste en expandir f^σ en serie de Fourier en la variable θ ,

$$f^\sigma(\theta^\sigma, \omega, t) = \frac{g(\omega)}{2\pi} \left[1 + \sum_{n=1}^{\infty} f_n^\sigma(\omega^\sigma, t) e^{in\theta^\sigma} + c.c. \right], \quad (4.9)$$

donde *c.c.* indica conjugación compleja. Reemplazando 4.9 y 4.8 en 4.3 obtenemos, en principio, un sistema de ecuaciones de dimensión infinita para los modos f_n^σ .

Un avance importante en el análisis de este problema fue reportado por Ott y Antonsen (29), quienes notaron que el “anzats” $f_n^\sigma(\omega, t) = (\alpha_\sigma(\omega, t))^n$ satisface todas las ecuaciones de modos siempre y cuando ciertas ecuaciones sean satisfechas por las funciones α_σ , estas son:

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{\alpha}_1 = -i\omega\alpha_1 + \frac{K_{11}}{2}(\alpha_1 - |\alpha_1|^2 \alpha_1) \\ \dot{\alpha}_2 = -i\omega\alpha_2 + \frac{\gamma}{2}(1 - \alpha_2^2) + \frac{K_{22}}{2}(\alpha_2 - |\alpha_2|^2 \alpha_2) + \frac{K_{21}}{2}(\alpha_1 - \alpha_1^* \alpha_2^2) \end{array} \right\}. \quad (4.10)$$

Si además asumimos que la distribución de frecuencias propias $g^\sigma(\omega)$ es una Lorentziana,

$$g^\sigma(\omega) = \frac{\Delta^\sigma}{\pi[(\omega - \omega_0^\sigma)^2 + (\Delta^\sigma)^2]}, \quad (4.11)$$

y que $\alpha_\sigma(\omega, t)$ satisface ciertas condiciones de analiticidad en el plano complejo ω —, Ott y Antonsen (29) evaluaron la ecuación 4.10 mediante integración de contornos. Multiplicando ambos lados de 4.10 por $g^\sigma(\omega)$ y utilizando el teorema del residuo obtenemos las siguientes ecuaciones para la evolución de $\alpha_\sigma(\omega, t)$:

4. GESTOS MOTORES COMPLEJOS

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{\alpha}_1(\omega_0^1 - i\Delta^1, t) = -i(\omega_0^1 - i\Delta^1)\alpha_1 + \frac{K_{11}}{2}(\alpha_1 - |\alpha_1|^2 \alpha_1) \\ \dot{\alpha}_2(\omega_0^2 - i\Delta^2, t) = -i(\omega_0^2 - i\Delta^2)\alpha_2 + \frac{\gamma}{2}(1 - \alpha_2^2) + \frac{K_{22}}{2}(\alpha_2 - |\alpha_2|^2 \alpha_2) + \frac{K_{21}}{2}(\alpha_1 - \alpha_1^* \alpha_2^2) \end{array} \right\}. \quad (4.12)$$

Podemos incluir un nivel de continua en la señal forzante (es decir, una constante aditiva) mediante la inclusión de una tercera población descrita por una constante α_0 , acoplada con un coeficiente K_{20} al conjunto de unidades excitables. El modelo completo que exploramos esta dado finalmente por:

$$\begin{aligned} \dot{\alpha}_1 &= -i(\omega_0^1 - i\Delta^1)\alpha_1 + \frac{K_{11}}{2}(\alpha_1 - |\alpha_1|^2 \alpha_1) \\ \dot{\alpha}_2 &= -i(\omega_0^2 - i\Delta^2)\alpha_2 + \frac{\gamma}{2}(1 - \alpha_2^2) + \frac{K_{22}}{2}(\alpha_2 - |\alpha_2|^2 \alpha_2) \\ &\quad + \frac{K_{21}}{2}(\alpha_1 - \alpha_1^* \alpha_2^2) + \frac{K_{20}}{2}(\alpha_0 - \alpha_0^* \alpha_2^2), \end{aligned} \quad (4.13)$$

donde ignoramos los argumentos de α_σ para facilitar la notación. La función de distribución exacta para los osciladores puede obtenerse mediante la suma en la ecuación 4.9 como es discutido en (29). El parámetro de orden de cada subpoblación esta dado por 4.6. Utilizando la expansión de Fourier 4.9 de la función de distribución y el “anzats” en 4.7, obtenemos la relación entre la función de distribución y los parámetros de orden para cada conjunto de unidades:

$$z^\sigma(t) = \int_{-\infty}^{\infty} \int_0^{2\pi} e^{i\theta} f^\sigma(\theta, \omega, t) d\theta d\omega = \int_{-\infty}^{\infty} \alpha_\sigma^* g(\omega) d\omega = \alpha_\sigma^*(\omega_0^\sigma - i\Delta^\sigma, t). \quad (4.15)$$

Podemos escribir el parámetro de orden en su forma de Euler como, $z^\sigma(t) = \rho^\sigma(t)e^{i\theta^\sigma(t)}$. La posición media de los osciladores es dada por $\theta^\sigma(t)$ mientras que el módulo $\rho^\sigma(t)$ da cuenta de cuán puntiaguda es la distribución. Un valor bajo de $\rho^\sigma(t) \approx 0$ indica que los osciladores están distribuidos en un gran rango de θ , mientras que un valor $\rho^\sigma(t) \approx 1$ indica que los osciladores se encuentran muy agrupados alrededor de la posición media. En este capítulo trabajaremos solo con los parámetros de orden. Finalmente, podemos definir $x(t)$ como la proyección del parámetro de orden de la población 2:

$$x(t) = \rho^{\sigma=2}(t) \sin(\theta^{\sigma=2}(t)). \quad (4.16)$$

Si pensamos que las unidades dinámicas que presentan excitabilidad son osciladores neurales (es decir, subpoblaciones acopladas de neuronas excitatorias e inhibitorias), tal proyección del parámetro de orden describe el comportamiento macroscópico de la subpoblación excitatoria.

Observemos algunas soluciones de este sistema de ecuaciones. En la figura 4.3 mostramos tres paneles donde ilustramos las partes real e imaginaria de α_2 , para diferentes valores de la constante aditiva *c.c.* del forzante. Para computar las trayectorias mostradas, no utilizamos ninguna componente periódica en la señal forzante. Los parámetros fueron fijados a los siguientes valores: $\omega_0^2 = 2.9$, $\gamma = 2.96$, $K_{11} = 8$, $K_{12} = 0$, $K_{22} = 6$, $K_{20} = 1$, $\Delta^1 = 1$, $\Delta^2 = 1$. Los parámetros que dejamos libres son la frecuencia natural de la población 1, ω_0^1 y la conectividad entre las poblaciones 2 y 1, K_{21} .

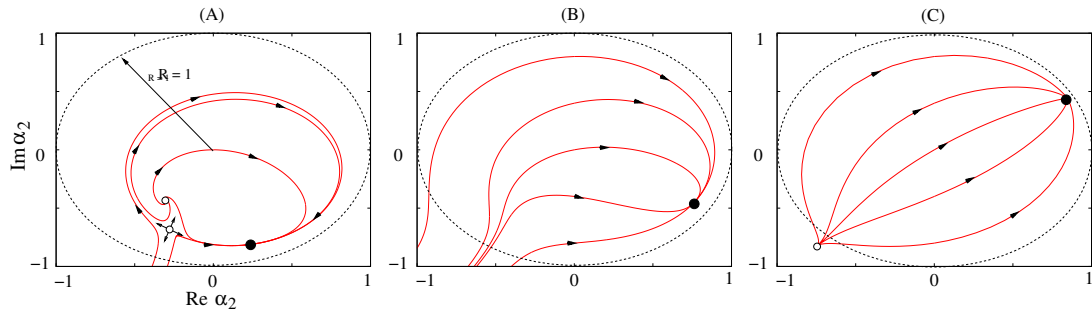


Figura 4.3: Diagrama de fases de α_2 - El diagrama de fases del parámetro de orden de la población 2 cuando esta desacoplada de la población 1. Fijamos $K_{21} = 0$ en la ecuación 4.13 y mostramos el diagrama de fases para diferentes valores de la población constante α_0 . (A) $\alpha_0 = 0$. (B) El estado encendido, $\alpha_0 = 1 + i1$. (C) El estado apagado, $\alpha_0 = 10 + i10$.

En la figura 4.4, paneles inferiores, mostramos las soluciones del modelo cuando el forzante incluye una componente *c.c.* y una sinusoidal. Los parámetros del forzante (ω_0^1 y K_{21}) se muestran en la leyenda de la figura. Las tres soluciones de los paneles inferiores fueron generadas con diferentes valores del acople y de la frecuencia del forzante. Las soluciones en (A) y (B) corresponden a soluciones de periodo 1, es decir, la periodicidad del forzante coincide con la periodicidad de la actividad promedio de la red forzada. En el caso del panel (C) la situación es diferente: se trata de una solución de periodo 2, esto significa que la solución se repite luego de dos ciclos del forzante. En resumen, la

4. GESTOS MOTORES COMPLEJOS

actividad promedio de nuestra red forzada es capaz de exhibir dinámica no trivial de baja dimensión. La subarmonicidad emerge de la competencia entre la escala de tiempo del forzante y la escala de tiempo asociada a la red que estamos forzando.

4.3. Resultados

Hemos discutido en el capítulo anterior, el problema de la generación de ritmos respiratorios en canarios durante la producción del canto. En (19, 57) se mostró que los gestos respiratorios utilizados para generar las distintas sílabas que componen el canto, pueden ser aproximados por soluciones subarmónicas de una clase de sistemas dinámicos forzados periódicamente. En (19) un sistema dinámico sencillo fue propuesto de modo de emular la actividad en tasa de disparo de diferentes núcleos en el circuito motor, y sus soluciones resultaron ser similares a los patrones de presión medidos. Las soluciones subarmónicas emergen como respuesta del sistema respiratorio (cuya dinámica es excitable) a una señal forzante del núcleo RA. Vale la pena señalar que el comportamiento subarmónico también puede encontrarse en un modelo donde la actividad periódica del HVC fuerza una red excitable en el núcleo RA (57). Actualmente no es posible realizar mediciones directas que nos permitan discernir entre estas hipótesis alternativas. A pesar de ello, para el propósito de nuestro estudio ambos mecanismos son equivalentes desde el punto de vista dinámico. En ambos casos, un modelo de baja dimensión propuesto a partir de consideraciones fenomenológicas, que presenta dinámica excitable, fue forzado periódicamente y las respuestas subarmónicas aproximaron con éxito los patrones de presión medidos. Esto requiere una actividad media que es al mismo tiempo, de baja dimensión y no trivial. ¿Es posible encontrar parámetros de un sistema como 4.13 de modo que la actividad promedio de una red excitable genérica aproxime la actividad respiratoria medida en canarios durante el canto?

Para encontrar el mejor ajuste a los datos, procedimos de la misma manera que en el capítulo anterior. En el capítulo 7 discutiremos en mayor detalle el problema de estimar parámetros en modelos no lineales

Más allá de la similaridad entre los segmentos experimentales y las soluciones del modelo, resulta conveniente señalar aquí, que las diferentes soluciones corresponden a diferentes subarmónicos de la red forzada. La solución mostrada en 4.4(C) corresponde a una respuesta subarmónica de la segunda población. Su período es dos veces el período

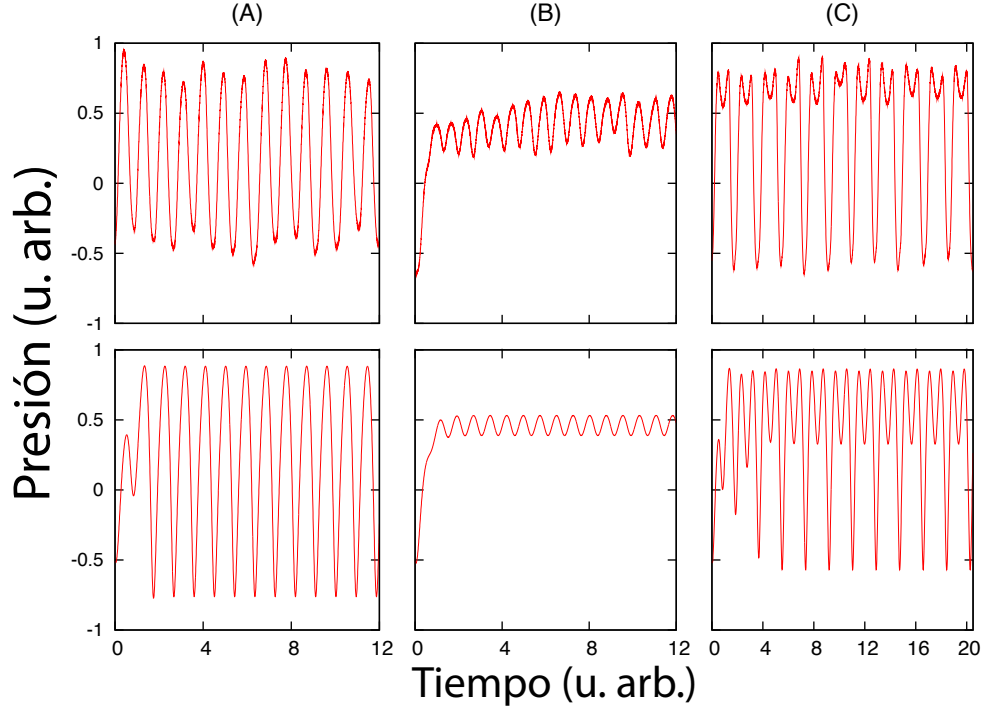


Figura 4.4: Comparación de las soluciones del modelo con los datos experimentales. - En los paneles superiores mostramos la serie temporal experimental de los patrones de presión en los sacos aéreos de un canario durante el canto. En los paneles inferiores mostramos las soluciones del modelo que minimizan localmente la función de costo. (A) Actividad periódica que visita todo el rango de valores de presión. Los parámetros de la solución que ajusta son $\omega_0 = 6.834$ y $K_{21} = 6.533$. (B) Pequeñas oscilaciones montadas sobre un nivel de continua. Los parámetros son $\omega_0 = 8.238$ y $K_{21} = 0.981$. (C) Patrón de presión periódico que presenta rulos. La solución que ajusta los datos corresponde a una respuesta subarmónica de la población 2. El período de la actividad de la población 2 es el *doble* del período de la actividad de la población 1 (no se muestra en la figura). Los parámetros de la solución que aproxima los datos son $\omega_0 = 6.808$ y $K_{21} = 5.522$. Todas las soluciones fueron obtenidas manteniendo valores fijos de $\alpha_0 = 1 + i1$ (estado encendido)

4. GESTOS MOTORES COMPLEJOS

de la señal de entrada proveniente de la primer población. Esto es consistente con los resultados del capítulo anterior (57) que sugieren una estrategia para generar la diversidad de patrones utilizados durante el canto de un canario doméstico. Estos patrones no son arbitrarios, sino que corresponden a las soluciones subarmónicas de una ecuación diferencial de baja dimensión forzada periódicamente.

4.4. Conclusiones

Los patrones motores requieren de cierto grado de simplicidad y regularidad. Al mismo tiempo, la necesidad de desarrollar diferentes tareas requiere usualmente de gestos motores cualitativamente distintos. La teoría de sistemas dinámicos (de baja dimensión) nos ha brindado, en los últimos años, un paradigma natural para atacar estas preguntas: los sistemas no lineales pueden exhibir soluciones cualitativamente distintas para diferentes valores de los parámetros. Sin embargo, los patrones motores emergen de la interacción de grandes conjuntos de neuronas.

En este capítulo investigamos la dinámica de una red de osciladores excitables acoplados bajo el efecto de un forzante periódico. Simplificamos el análisis asumiendo un acople sinusoidal, y las unidades dinámicas fueron representadas mediante osciladores de fase. Siguiendo a Ott y Antonsen (29) obtuvimos un sistema dinámico de baja dimensión para el parámetro de orden que describe la dinámica macroscópica de la red. De acuerdo a lo sugerido en (29), existen soluciones no triviales. Este problema puede pensarse como una idealización de una red de osciladores neurales forzada (cada una de ellas compuesta de neuronas excitatorias e inhibitorias), debido a que las mismas presentan excitabilidad de tipo I (es decir, la excitabilidad puede ser eliminada, mediante un cambio de parámetros, a través de una bifurcación de saddle-node en un ciclo límite). En este contexto, la existencia de soluciones subarmónicas en el promedio de la actividad de la red, permite tener una diversidad de soluciones para diferentes valores de los parámetros. Al mismo tiempo, estas soluciones son robustas; las características cualitativas de las soluciones no cambian en un conjunto abierto de espacio de parámetros, aún teniendo en cuenta fluctuaciones pequeñas en el número de unidades bajo consideración).

Como caso particular, analizamos los patrones de presión en los sacos aéreos de canarios domésticos durante el canto. La existencia de un forzante, y una jerarquía forzada compuesta de neuronas excitatorias e inhibitorias sugirió que podría ser razonable

investigar si los datos podían ser aproximados por las soluciones de las ecuaciones que rigen la actividad media de una red forzada de unidades excitables del tipo I. Los resultados resultaron ser satisfactorios: es posible ajustar los parámetros de las ecuaciones de modo tal de obtener soluciones similares a los patrones experimentales.

Matemáticamente, nuestro modelo es equivalente, antes de ser forzado, al problema analizado por Childs y Strogatz en (58). Ellos discuten el modelo de Kuramoto forzado periódicamente en un sistema de referencia co-rotante con el forzante. En este sistema, las ecuaciones resultantes son equivalentes a la parte homogénea del modelo propuesto en este capítulo. Childs y Strogatz hicieron un análisis exhaustivo de las bifurcaciones presentes en el sistema homogéneo y describieron en detalle la situación en la cual una bifurcación de cusp colisiona con una bifurcación de Hopf. Por otro lado, en trabajos previos (57), mostramos que los patrones de presión utilizados por canarios domésticos durante el canto, pueden ser aproximados por una ecuación no lineal simple, forzada periódicamente. La ecuación forzada tuvo que ser capaz de exhibir, precisamente, una cusp y una Hopf colisionando. Esta es la característica matemática común en este problema. Seleccionamos tres segmentos experimentales de un pájaro para este capítulo, mientras que en el capítulo anterior se analizaron varios patrones de diferentes pájaros. Dado que la estructura matemática subyacente resulta equivalente, no repetimos un estudio extensivo sobre muchas sílabas en este modelo. De hecho, las características topológicas de las soluciones en el modelo fenomenológico (57) y las soluciones para el sistema promediado son idénticas (59).

Nuestros resultados sugieren entonces que los patrones de presión utilizados durante el canto no son una sucesión de series temporales arbitrarias. Mas aún, un sistema dinámico dado produce soluciones que están conectadas y anudadas en el espacio de fases de una manera precisa. Es por este motivo que no se puede utilizar una única ecuación diferencial para aproximar una colección arbitraria de curvas mediante un cambio de parámetros.

En este capítulo seguimos una estrategia propuesta recientemente en el campo de los sistemas dinámicos, que nos permitió el pasaje de un modelo microscópico idealizado a las variables macroscópicas relevantes para el comportamiento. Trabajando en esta dirección esperamos integrar los esfuerzos realizados en diferentes escalas para una variedad de problemas biológicos.

4. GESTOS MOTORES COMPLEJOS

5

Emergencia de ritmos complejos en sistemas extensos

5.1. Introducción

El estudio de las características genéricas presentadas por conjuntos grandes de osciladores tiene una larga historia (30). Esto se debe en parte a la gran cantidad de áreas en las cuáles emerge este problema. Kuramoto hizo una contribución seminal en el campo mediante la introducción de un modelo que permite algún tratamiento analítico. La dinámica de cada oscilador es descrita en términos de su fase, y el acople entre dos osciladores se asume sinusoidal (primer orden de la expansión en fourier de la función acople). Estas hipótesis permiten una simplificación en el análisis del modelo. Mediante la introducción de una función de campo medio, Kuramoto obtuvo un indicador de la coherencia de las unidades. Mostró que los osciladores están forzados por el campo medio, y dependiendo de los parámetros, pueden sincronizarse a este. Recientemente, Ott y Antonsen (29) encontraron que el modelo de Kuramoto tiene una variedad invariante, es decir, un conjunto de estados, para los cuáles la dinámica macroscópica es de baja dimensión.

En este capítulo, exploraremos la dinámica de un conjunto de sistemas excitables, acoplados globalmente. La dinámica de cada unidad antes de acoplar, esta dada por,

$$\dot{\theta} = \omega - \gamma \sin(\theta) \quad (5.1)$$

si $\frac{\omega}{\gamma} < 1$, el sistema tiene dos puntos fijos, uno estable y el otro inestable. La separación

5. EMERGENCIA DE RITMOS COMPLEJOS EN SISTEMAS EXTENSOS

entre estos puntos fijos depende del radio $\frac{\omega}{\gamma} < 1$. El comportamiento cualitativo de este sistema se muestra en la figura 4.1, en la cual mostramos la respuesta del sistema para diferentes condiciones iniciales. Si estas se encuentran cerca del estado de reposo, el sistema decae rápidamente al punto fijo estable. Para condiciones iniciales por encima de un umbral, la respuesta del sistema incluye una gran excursión por el espacio de fases antes de decaer al punto fijo estable.

Al igual que en el capítulo anterior, las unidades forzantes serán representadas matemáticamente por osciladores de fase. Asumimos que hay un acople global entre las unidades excitables que son forzadas, un acople global entre las unidades forzantes, y un acople dirigido desde las unidades forzantes a la red de unidades excitables. Siguiendo los pasos de Ott y Antonsen derivamos ecuaciones que describen la dinámica promedio del sistema en estudio, en una variedad invariante de estados. Veremos que una dinámica de baja dimensión no trivial es posible a nivel macroscópico. Identificamos regiones del espacio de parámetros para las cuáles la dinámica del parámetro de orden es no acotada, y por lo tanto da lugar a dinámica de baja dimensión no trivial mediante variaciones de el grado de sincronía en el tiempo. Nuestros resultados son comparados con simulaciones numéricas sobre el final de este capítulo.

5.2. Modelo

Nuestro modelo, al igual que en el capítulo anterior, consiste de dos conjuntos de osciladores de fase. El conjunto 1 refiere a la población forzante, mientras que el conjunto 2 refiere al conjunto que recibe las instrucciones. Utilizamos letras griegas para indicar el número de población y letras latinas para indexar los elementos dentro de la misma población. El modelo extenso que analizamos numéricamente resulta:

$$\dot{\theta}_i^\sigma = \omega_i^\sigma - \gamma_i^\sigma \sin(\theta_i^\sigma) + \sum_{\sigma'=1}^2 \frac{K_{\sigma\sigma'}}{N_{\sigma'}} \sum_{j=1}^{N_{\sigma'}} \sin(\theta_j^{\sigma'} - \theta_i^\sigma), \quad (5.2)$$

donde la frecuencia natural del oscilador i -ésimo esta dada por ω_i^σ . La excitabilidad de cada oscilador es dada por γ_i^σ , el número de osciladores en la población es N^σ y $K_{\sigma\sigma'}$ corresponde a la matriz de conectividades.

En el límite $N^\sigma \rightarrow \infty$, estas poblaciones pueden ser descriptas en términos de funciones de densidades de probabilidad $f^\sigma(\theta, \omega, t)$, con $\sigma = 1, 2$. Siguiendo la discusión

del capítulo anterior, la descripción macroscópica de este sistema puede hacerse en términos de unas pocas ecuaciones diferenciales que rigen la dinámica del parámetro de orden.

5.3. Dinámica del parámetro de orden

La población forzante ($\sigma = 1$), tal como demuestra Kuramoto, presenta un estado colectivo que puede ser descrito por un parámetro de orden $|\alpha_1| = \sqrt{1 - 2\Delta^1/K_{11}} = \rho_1$ y una fase ϕ_1 rotando a frecuencia angular ω_0^1 . La segunda población, puede ser descrita por el módulo y la fase de α_2 , obteniendo así un sistema de ecuaciones diferenciales de tres dimensiones:

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{\rho}_2 = -\Delta_0^2 \rho_2 + \frac{\gamma}{2} \cos(\phi_2)(1 - \rho_2^2) + \frac{K_{22}}{2} \rho_2(1 - \rho_2^2) + \frac{K_{21}}{2} \rho_1 \cos(\phi_1 - \phi_2)(1 - \rho_2^2) \\ \dot{\phi}_2 = -\omega_0^2 - \frac{\gamma}{2} \sin(\phi_2)(\rho_2 + \frac{1}{\rho_2}) + K_{21} \frac{\rho_1}{\rho_2} \sin(\phi_1 - \phi_2)(1 + \rho_2^2) \\ \dot{\phi}_1 = -\omega_0^1 \end{array} \right\}, \quad (5.3)$$

donde Δ_0^i , Ω_0^i son el ancho y el centro de la distribución de frecuencias, asumida Lorentziana, para la población σ -ésima. En el límite $\Delta_0^2 \rightarrow 0$, $\rho = 1$ es solución y por lo tanto, la dinámica del sistema está constreñida a un toro. Notar que para $\Delta_0^2 > 0$ el sistema es completamente tridimensional, y en principio, la actividad promedio de la población forzada puede presentar caos de baja dimensión. Remarcamos aquí que no se puede obtener caos de baja dimensión en la actividad de la población forzante sin asincronía dependiente del tiempo.

Existen dos regiones diferentes del espacio de parámetros para las cuáles la dinámica es cualitativamente distinta. Basta ver que siempre es posible encontrar valores de ρ_2 tales que, en la medida que se cumpla

$$f(\rho_2) = \frac{\rho_2}{1 - \rho_2^2} > \frac{K_{22}}{2\Delta_0^2} \rho_2 + \frac{\gamma + K_{21}\rho_1}{2\Delta_0^2} = f_2(\rho_2). \quad (5.4)$$

También es posible buscar valores de ρ_2 tales que $\dot{\rho}_2|_{\rho_2} > 0$. La condición es que tales valores deben satisfacer esta dada por:

$$f(\rho_2) = \frac{\rho_2}{1 - \rho_2^2} < \frac{K_{22}}{2\Delta_0^2} \rho_2 - \frac{\gamma + K_{21}\rho_1}{2\Delta_0^2} = f_3(\rho_2). \quad (5.5)$$

5. EMERGENCIA DE RITMOS COMPLEJOS EN SISTEMAS EXTENSOS

Siempre que ambas condiciones puedan ser satisfechas simultáneamente, el parámetro de orden varía entre las cotas: podemos definir un $\rho = \rho_{max}$ (ρ_{min}) como la cota inferior (superior) de los valores sobre los cuáles $\dot{\rho} < 0$ (> 0). De esta manera, a pesar de que la población forzada no está completamente sincronizada, el parámetro de orden está acotado inferiormente. En la figura 5.1 utilizamos puntos para mostrar la región del espacio de parámetros $a = \frac{K_{22}}{2\Delta_0^2}$, $b = \frac{\gamma + K_{21}\rho_1}{2\Delta_0^2}$ donde el parámetro de orden del sistema tiene dinámica acotada.

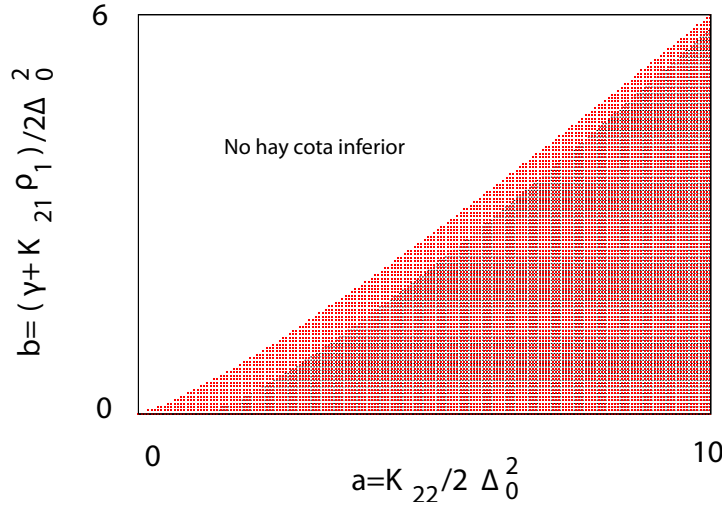


Figura 5.1: Existencia de cotas para la dinámica del parámetro de orden. - Las regiones del espacio de parámetros donde el sistema presenta dinámica acotada para el parámetro de orden (puntos). Los parámetros son $a = \frac{K_{22}}{2\Delta_0^2}$, y $b = \frac{\gamma + K_{21}\rho_1}{2\Delta_0^2}$. En nuestras simulaciones, $\Delta_0^2 = 1$. El parámetro de orden de la población forzada fue computado como $\rho_1 = \sqrt{1 - 2\Delta_0^1/K_{11}}$, con $\Delta_0^1 = 0.01$, $K_{11} = 5.5$.

En la figura 5.2 mostramos $f(\rho)$, $f_2(\rho)$ and $f_3(\rho)$ y $f_3(\rho)$ para el caso en el cual el parámetro de orden está acotado y no acotado inferiormente. Si la pendiente de las líneas rectas ($f_{2,3}$) es menor que cierto valor de umbral, no hay una cota inferior para el parámetro de orden. Dado que la pendiente es proporcional al acople entre unidades de la población forzada, inferimos que existe un valor mínimo del acople global tal que existe una cota inferior en el grado de sincronía de esta población.

El parámetro de orden no puede ser acotado inferiormente si, para un nivel dado de acople global K_{22} , el sistema presenta valores grandes de γ , K_{21} o ρ_1 . Para cada conjunto de valores utilizados en las simulaciones de la figura 5.2a, realizamos una simulación extensa con cien osciladores excitables forzados por un conjunto de otros

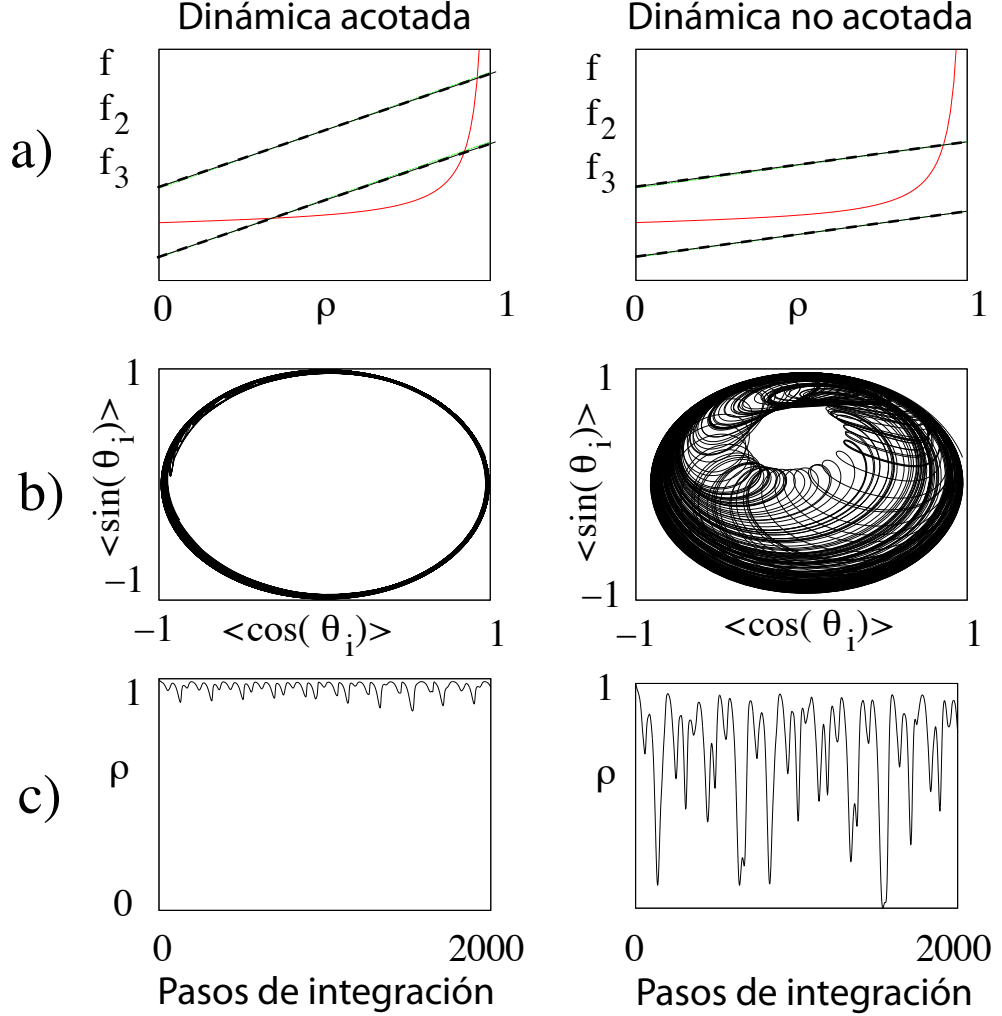


Figura 5.2: Dinámica acotada (no acotada) del parámetro de orden. - (a) Intervalos para el parámetro de orden de la población forzada. En los paneles de la izquierda los parámetros son elegidos de modo tal que existe una cota inferior para el parámetro de orden del sistema extenso, el cuál preserva entonces un grado mínimo de sincronía durante su evolución. En los paneles de la derecha, los parámetros son elegidos de modo tal que solo existe una cota superior para el parámetro de orden. Las condiciones en el texto son expresadas geométricamente en (a). Utilizamos líneas continuas para f , y línea a trazos para f_2 y f_3 . Se muestran simulaciones numéricas del sistema extenso con cien osciladores de fase forzando a cien osciladores excitables. Los valores promedio sobre las poblaciones $\langle \cos(\theta_i) \rangle$ y $\langle \sin(\theta_i) \rangle$ son mostrados en (b), mientras que la evolución temporal del parámetro de orden se muestra, para cada elección de parámetros, en los paneles izquierdo y derecho de (c). En estas simulaciones $K_{21} = 6$, $\gamma = 4$, $\omega_0^1 = -10$, $\omega_0^2 = 3.8$. En la simulación de la izquierda el elegimos $K_{22} = 20$ mientras que en la simulación de la derecha tenemos $K_{22} = 8$.

5. EMERGENCIA DE RITMOS COMPLEJOS EN SISTEMAS EXTENSOS

cien osciladores de fase. Para cada simulación computamos $\langle \cos(\theta_i^2) \rangle$ y $\langle \sin(\theta_i^2) \rangle$, donde $\langle \rangle$ representa tomar el promedio sobre la población.

En la figura 5.3 mostramos la actividad promedio de 100 osciladores, para valores de los parámetros en los cuales el sistema promedio presenta dinámica caótica. Para estos parámetros no existe una cota inferior en el parámetro de orden (a). Notamos aquí que las fluctuaciones del parámetro de orden son necesarias para obtener una dinámica que se aparte de simples comportamientos cuasiperiódicos. En otras palabras, para obtener una actividad promedio cuya dinámica sea caótica, es necesario tener cierto grado de asincronía dependiente del tiempo. Si el atractor del sistema extenso es caótico, esperamos que una trayectoria coexista con infinitas órbitas periódicas inestables. El método de retornos cercanos (59) permite encontrar segmentos de las series temporales que se aproximan mucho a estas órbitas periódicas. Buscamos un intervalo temporal para el cual el sistema se encuentra cerca de una órbita periódica inestable (b) tal que el parámetro de orden decrece casi hasta cero. Computamos un histograma contando cuantos osciladores presentan una fase entre $(\theta, \theta + 2\pi/100)$ para cada instante de tiempo t (c). Es interesante ver que cuando el parámetro de orden se acerca a cero, los osciladores se dispersan: osciladores diferentes se encuentran en diferentes valores de fase. El sistema, por lo tanto, se comporta con un alto grado de sincronía por algún tiempo, se desincroniza de a momentos, de modo tal de que la actividad promedio de la población exhibe una dinámica caótica bien estructurada.

Una dinámica de baja dimensión podría emerger de un sistema extenso como resultado de un corazón de unidades lockeadas subarmónicamente a un forzante, coexistiendo con unidades asincrónicas cuya dinámica promedio no contribuya a la actividad media del sistema. En la figura 5.4 mostramos dos soluciones de período 3 de las ecuaciones 5.3 y su comparación con las soluciones promediadas del sistema extenso 5.2. Los parámetros fueron elegidos de modo tal de que las soluciones presentaran las mismas características topológicas, pero a la vez correspondieran a regiones diferentes del espacio de parámetros (dinámica acotada, no acotada). De esta manera, obtuvimos comportamientos promedios similares mediante mecanismos cualitativamente distintos. En el caso acotado, todas las unidades se encuentran fuertemente acopladas y el sistema presenta un alto grado de sincronía que no cambia con el tiempo. En el otro caso, el sistema presenta asincronía dependiente del tiempo. Esta alternativa no existe para

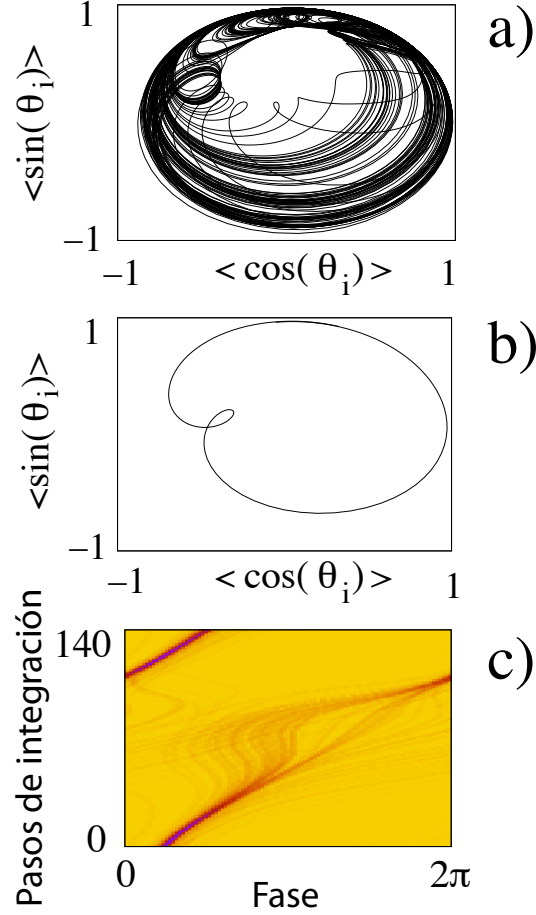


Figura 5.3: Dinámica caótica del parámetro de orden. - Para los valores de parámetros tales que el sistema promediado presenta dinámica caótica, realizamos una simulación con cien osciladores. En (a) mostramos los valores medios $\langle \cos(\theta_i) \rangle$ y $\langle \sin(\theta_i) \rangle$. Un análisis de retornos cercanos permite reconstruir órbitas periódicas inestables que coexisten con el atractor. Una de estas órbitas se muestra en (b). El parámetro de orden se aproxima a cero cuando esta órbita es visitada. En (c) mostramos los histogramas para diferentes instantes de tiempo. La cantidad de unidades excitables forzadas cuya fase está entre $(\theta, \theta + 2\pi/100)$ se indica en escala de colores. Para que la órbita periódica tenga esta topología, el sistema tiene que perder sincronía por cierto tiempo. En estas simulaciones $K_{11} = 5.5$, $\gamma = 6.83$, $\omega_0^1 = 10$, $\omega_0^2 = 5.8$, $K_{22} = 10$, $K_{21} = 5$.

5. EMERGENCIA DE RITMOS COMPLEJOS EN SISTEMAS EXTENSOS

una solución caótica debido a que requerimos al menos tres dimensiones y por lo tanto asincronía dependiente del tiempo, como discutimos anteriormente.

Vale mencionar que los parámetros del sistema fueron elegidos usando un diagrama de lenguas de Arnold correspondiente a las ecuaciones 5.3, es decir, el límite $N \rightarrow \infty$. El acuerdo entre las simulaciones numéricas del sistema extenso y la teoría de $N \rightarrow \infty$ es notable, en particular para los parámetros en los que la dinámica del parámetro de orden no es acotada. Para estos casos, un N tan pequeño como cientos de unidades nos permitió obtener una buena correspondencia entre las simulaciones del sistema extenso y el sistema de baja dimensión que dicta la actividad media del sistema en el límite $N \rightarrow \infty$.

5.4. Conclusiones

El tratamiento del problema de obtener una descripción macroscópica de la dinámica que presentan conjuntos grandes de osciladores no lineales acoplados es central en el campo de la dinámica no lineal. El trabajo seminal de Kuramoto (28) en osciladores acoplados globalmente abrió una línea de investigación fructífera. Avances recientes (29),(34),(58) han permitido explorar una variedad de problemas relacionados.

En este capítulo estudiamos la dinámica de un conjunto forzado de osciladores excitables acoplados globalmente. Existen muchos sistemas que podemos citar como motivación para este estudio. Poblaciones acopladas de neuronas excitatorias e inhibitorias, por ejemplo, constituyen una red que presenta dinámica excitable para grandes regiones del espacio de parámetros (27). En el capítulo anterior, propusimos redes de este tipo forzadas por señales periódicas como un mecanismo posible de generación de instrucciones fisiológicas en la producción del canto de canarios (60).

Un sistema no lineal de baja dimensión puede presentar, para diferentes valores de los parámetros, soluciones cualitativamente distintas. Esto ha sido propuesto como un mecanismo para obtener patrones motores no triviales, y a la vez robustos, en sistemas biológicos (56), (19), (57, 60). Estas soluciones permitirían tener robustez debida a la baja dimensionalidad, y una diversidad que proviene del hecho de que las soluciones de un sistema no lineal cambian sus características cualitativas al cambiar los parámetros. La posibilidad de reducir la dinámica de conjuntos grandes de osciladores acoplados o

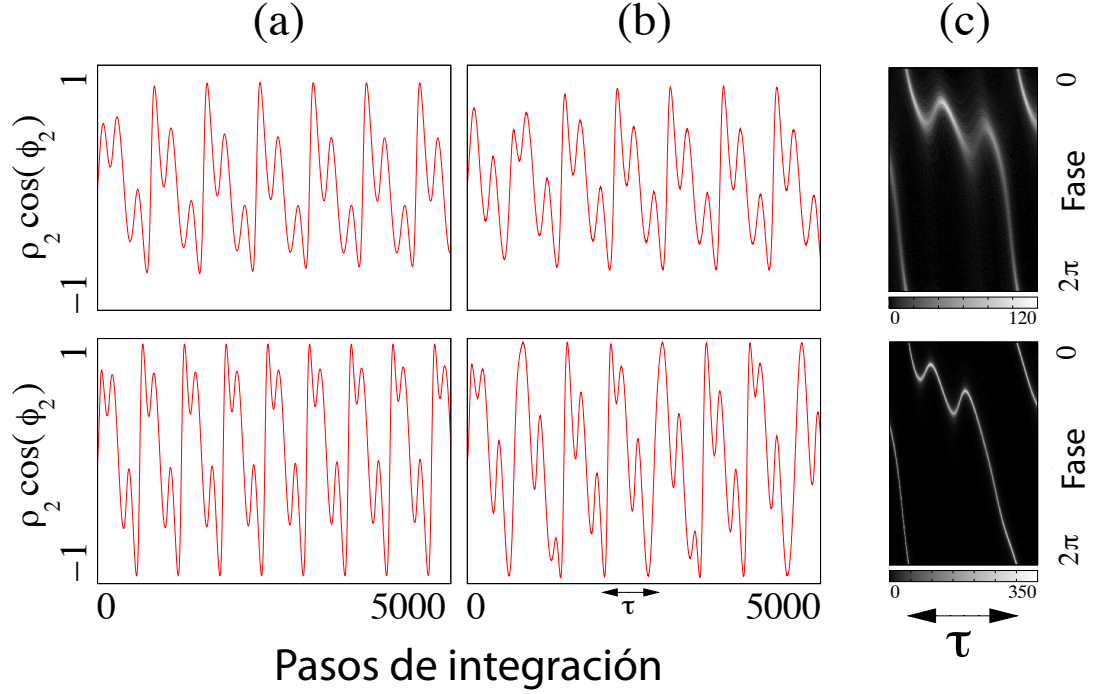


Figura 5.4: Comparación del sistema extenso con la teoría $N \rightarrow \infty$ - Paneles superiores: (a) Simulación numérica de las ecuaciones 5.3 presentando una solución subarmónica de periodo 3. Los valores de los parámetros son $\rho_1 = \sqrt{1 - 2\frac{0.01}{8}}$ ($K_{11} = 8$ y $\Delta^1 = 0.01$), $\omega_0^1 = 5$, $\omega^2 = 2.9$, $\gamma^2 = 2.96$, $\Delta^2 = 1$, $K_{21} = 2$ and $K_{22} = 8$. Estos parámetros corresponden a la región donde no hay cota inferior en la figura 5.1. (b) Simulaciones numéricas del sistema extenso 5.2. Utilizamos $N^1 = 100$ para forzar $N^2 = 3000$ osciladores excitables. Las frecuencias ω_i^s fueron elegidas al azar de una distribución Lorentziana cuya media es $\omega_1 = 5$ ($\omega_2 = 2.9$) y su desviación es $\Delta_1 = 0.01$ ($\Delta_2 = 1$). El resto de los parámetros son iguales que en (a). (c) El histograma de la población 2 para el intervalo temporal indicado por τ . El número de unidades cuya fase se encuentra entre $(\theta, \theta + \frac{2\pi}{500})$ se indica en código de colores. Paneles inferiores: (a) Simulación numérica de las ecuaciones 5.3 presentando una solución de periodo 3. Los valores de los parámetros del forzante son $\omega_0^1 = 6.4$ y $K_{21} = 2.6$. Elegimos $K_{22} = 20$ de modo de estar en la región de dinámica acotada de la figura 5.1. El resto de los parámetros no fueron modificados. La solución de periodo 3 tiene las mismas características topológicas que la solución en (a) panel superior. En (b) mostramos la simulación numérica del sistema extenso. Los parámetros fueron elegidos de modo de obtener soluciones similares a la anterior, de la misma manera que hicimos en (b) panel superior. La evolución temporal del histograma para el intervalo τ se muestra en (c). Los osciladores se encuentran en un estado de alta sincronía, sin embargo el comportamiento promedio es similar al caso de los paneles superiores. De esta manera, mostramos que puede ocurrir comportamiento de baja dimensión no trivial mediante dos mecanismos cualitativamente distintos.

5. EMERGENCIA DE RITMOS COMPLEJOS EN SISTEMAS EXTENSOS

unidades excitables a una variedad invariante, abre una nueva perspectiva en el estudio de estos problemas.

En nuestro sistema, mostramos que una dinámica de baja dimensión no trivial puede obtenerse como el comportamiento promedio de unidades excitables globalmente acopladas. Este comportamiento ocurre sin la necesidad de tener un corazón de unidades sincronizadas, sino que la baja dimensionalidad emerge de la actividad promedio. Mas aún, en el problema estudiado, algunas soluciones no pueden ocurrir sin grados de asincronía dependientes del tiempo; entre ellas, las soluciones caóticas. Este mecanismo para generar dinámica caótica es diferente de uno que involucre la interacción no lineal de unos pocos modos espaciales (61), y constituye un ejemplo de la riqueza dinámica emergente de un conjunto grande de unidades no lineales interactuando.

6

Modelo de dos escalas temporales

6.1. Introducción

En este capítulo desarrollamos un modelo matemático para la generación de ritmos respiratorios en canarios durante el canto. La intención de las siguientes páginas es realizar una integración de los tópicos discutidos durante este trabajo. A diferencia de los capítulos anteriores, ensayamos una descripción del problema en términos que permiten una interpretación biológica mas directa. De esta manera, explicitamos la diferencia entre la teoría actual de control motor y nuestra propuesta. Gracias a este análisis podemos identificar un experimento crucial que permite comparar nuestro trabajo con ideas previas en el campo. Sobre el final del capítulo mostramos un análisis cuantitativo exhaustivo de los datos utilizando nuestro modelo y realizamos predicciones falsables que diferencian nuestra propuesta frente a las teorías establecidas en los últimos años.

6.1.1. Neurofisiología revisitada

Es conveniente en este punto revisitar lo que sabemos del circuito de control motor. Los trabajos de Fee y Margoliash sugieren un esquema como sigue: existe una jerarquía de núcleos neuronales que controla los músculos vocales y respiratorios. Entre estos núcleos encontramos dos que se distinguen por su relevancia, el núcleo HVC y el núcleo RA. Está bien establecido experimentalmente que el núcleo HVC proyecta sobre RA y modula su actividad. A su vez, el núcleo RA responde con secuencias de potenciales

6. MODELO DE DOS ESCALAS TEMPORALES

de acción en una escala temporal mas fina ¹. Este núcleo finalmente proyecta sobre los núcleos respiratorios y siríngenos, traduciendo entonces su actividad en gestos motores. Los experimentos de temperatura en diamantes mandarines, muestran que alterar la velocidad de procesos en HVC resulta en un aumento de la duración de los motivos, sin un cambio significativo del contenido acústico de la vocalización. Adicionalmente, trabajos en diamantes mandarines muestran que las neuronas proyectoras de HVC sobre RA disparan una sola vez por motivo y que podrían volver a disparar en caso de que se repitiera la sílaba a la que está asociada.

Ambos experimentos son consistentes con el modelo propuesto por Fee et. al. El núcleo HVC activa secuencialmente diferentes circuitos de RA. Cada uno de estos circuitos agrega una “pieza” del gesto motor que eventualmente se traduciría en sonido. Las características morfológicas de los gestos motores estarían codificados de alguna manera en las conexiones sinápticas HVC-RA, la circuitería intrínseca de RA y demás núcleos en la jerarquía. Si este fuera el caso, debería ser posible encontrar experimentalmente, neuronas proyectoras individuales que disparen en instantes precisos dentro de una sílaba y secuencias repetidas en las neuronas asociadas en RA. Manipulando la velocidad a la que se recorre la secuencia, se debería poder manipular la velocidad de las vocalizaciones. Estas hipótesis fueron probadas en diamantes mandarines y el modelo propuesto por Fee et. al. se ha establecido en los últimos años como el paradigma de control motor. En la figura 6.1 se ilustra el modelo secuencial.

Esta visión está fuertemente sustentada en experimentos de una eleva calidad técnica, sin embargo encontramos algunos puntos que deben ser revisados. Es claro que si el diamante mandarín quisiera repetir un gesto rápidamente, se encontraría con restricciones fisiológicas. Las instrucciones de HVC son procesadas por una cadena de núcleos para forzar finalmente a un delicado aparato respiratorio y a los músculos siríngenos. Resulta difícil creer que si la secuencia de HVC fuera ejecutada arbitrariamente rápido no habría deformaciones en los gestos motores. El aparato respiratorio no puede responder a frecuencias arbitrariamente altas y esto implicaría una deformación del gesto respiratorio. ¿Será posible caracterizar la deformación como la respuesta de un filtro lineal a la frecuencia de activación de HVC? El modelo secuencial parece sugerir que de HVC para abajo no hay ninguna otra escala de tiempo propia: HVC manda instrucciones

¹Durante el canto, RA dispara fásicamente, mientras que HVC lo hace tónicamente (ver figura 2.10).

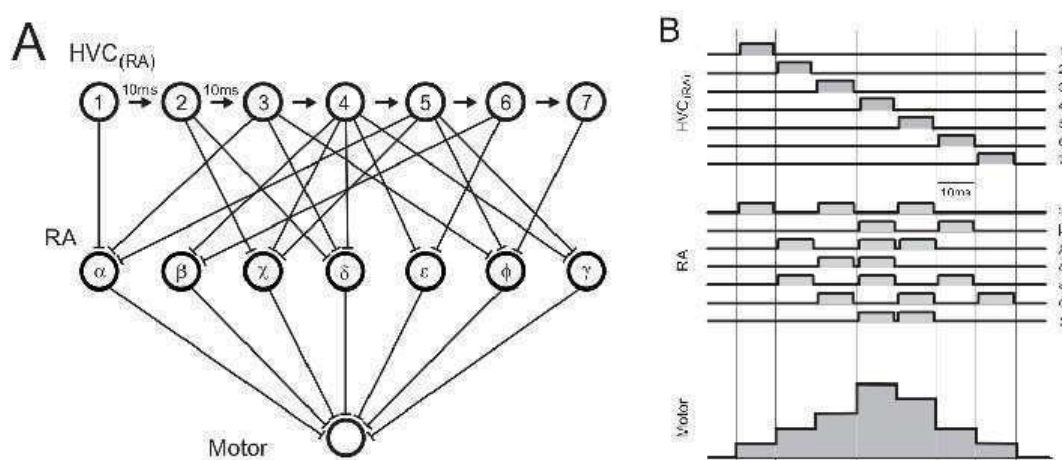


Figura 6.1: Modelo secuencial propuesto por Fee et. al. - El núcleo HVC tiene neuronas que disparan secuencialmente sobre el núcleo RA. La actividad de las neuronas en HVC activa circuitos específicos en RA cuya actividad codifica partes del gesto observado. La existencia de neuronas en HVC cuya actividad esta lockeada con instantes específicos de la vocalización a sido establecida en (38). Se ha mostrado que el enfriamiento del núcleo HVC en diamantes mandarines deviene en un estiramiento de las vocalizaciones sin mayores alteraciones en el contenido acústico (48). Este resultado se interpreta en términos del modelo secuencial. El efecto de la temperatura en el núcleo HVC es ralentizar la activación de los circuitos de RA. Como no hay alteración del contenido acústico los autores sugieren que la única escala temporal en el control del canto es enteramente controlada por el núcleo HVC. Adaptado de (62)

6. MODELO DE DOS ESCALAS TEMPORALES

y el resto de la jerarquía las sigue, eventualmente cambiarán las amplitudes de las diferentes componentes del gesto pero no aparecen frecuencias nuevas.

Existen razones de peso para suponer que hay mas escalas de tiempo involucradas. Los circuitos inhibitorios de largo alcance en RA coordinan la actividad del núcleo. En este sentido, parece razonable asumir que en algún lugar de la jerarquía RA-PAm, se involucre la dinámica propia de estos tejidos y que debido al carácter no lineal de las unidades constituyentes la respuesta en frecuencia sea no trivial. Hemos observado previamente que en canarios, los gestos motores son oscilaciones aproximadamente periódicas, cuya frecuencia es bastante mayor a la frecuencia silábica de los diamantes mandarines. La morfología de los gestos motores guarda alguna correlación con la frecuencia a la que son generados, sugiriendo que algunas frecuencias podrían provenir de lockeos no triviales entre la ritmicidad impuesta por HVC y los tiempos propios del conjunto comprendido desde el RA hasta el aparato respiratorio.

Es difícil imaginar una situación en la cual pudiéramos acceder experimentalmente a todas las neuronas y sus conexiones. Es por este motivo, entre otros, que es lícito revisar el modelo secuencial. La manera en la que se traducen las instrucciones premotoras del telencéfalo en comportamiento sigue siendo una pregunta abierta. Existen otras maneras de explicar los datos experimentales e incorporarlos en una teoría alternativa. En este trabajo estudiamos la posibilidad de que existan lockeos temporales no triviales en el sistema de control motor.

6.1.2. Baja dimensión es suficiente

Hemos mostrado en trabajos previos que una gran cantidad de gestos respiratorios en canarios pueden ser aproximados por las soluciones de un sistema dinámico de baja dimensión (57). La diversidad de gestos y la correlación entre frecuencia silábica encuentra una explicación posible en una propiedad de los sistemas no lineales: al cambiar los parámetros de control, los sistemas no lineales exhiben una variedad de soluciones cualitativamente distintas. Sorprendentemente, este modelo es sencillo. A pesar de la inmensa complejidad que presentan *a priori* la jerarquía de núcleos en el circuito motor y el aparato respiratorio, es suficiente un modelo de dos dimensiones forzado periódicamente para reproducir gran parte de los gestos utilizados por el canario durante su canto.

Una interpretación gruesa de este modelo es que el conjunto comprendido desde RA hasta el aparato respiratorio podría responder de maneras complicadas a una instrucción sencilla proveniente de HVC. Una ligera modificación en la frecuencia de la instrucción podría devenir en una *bifurcación* en la respuesta del sustrato forzado. De esta manera se obtienen comportamientos cualitativamente distintos con variaciones pequeñas de las instrucciones de HVC. En un escenario como el que se plantea, la correlación entre morfología y frecuencia de los gestos puede ser entendida como una respuesta subarmónica del sistema forzado. Las regiones en el espacio de frecuencias en las cuales un sistema no lineal puede lockearse a un forzante periódico se conocen como *lenguas de Arnold* (ver figura 1.4). Esto significa que existen regiones acotadas en el espacio de frecuencias en las cuales hay comportamiento subarmónico. Las soluciones subarmónicas de un sistema tienen una morfología determinada que es propia del mecanismo geométrico que las genera. Es importante notar que un tipo dado de solución subarmónica *no puede ocurrir a una frecuencia arbitraria*: las regiones de frecuencias permitidas están dadas por la interacción de la instrucción con el sustrato forzado. De esta manera, emerge naturalmente una correlación no trivial entre formas y frecuencias.

6.1.3. Ingredientes dinámicos

A partir de algunas observaciones fenomenológicas, hemos propuesto en el capítulo III, un modelo minimal para el sustrato forzado. Fue necesario forzar un sistema que presentara dos equilibrios, uno asociado a silencio y otro asociado a fonación. Adicionalmente, el equilibrio asociado a la fonación debía presentar pequeñas oscilaciones amortiguadas de modo de reproducir una característica particular que esta presente en muchos gestos respiratorios. Traduciendo eso al lenguaje de sistemas dinámicos, escribimos un modelo con una bifurcación de cusp: dos curvas de saddle-node que se intersectan en un punto. En estas bifurcaciones nacen y se aniquilan los equilibrios mencionados. Para lograr las oscilaciones fue necesario introducir términos que dieran lugar una curva de bifurcaciones de Hopf. Estas consideraciones se traducen finalmente en un sistema de ecuaciones diferenciales que presentan un determinado *diagrama de bifurcaciones*.

Las instrucciones, o forzante, provenientes de HVC son representadas en este contexto, como cambios periódicos en el valor de algún parámetro cuyo efecto es visitar los diferentes atractores que presenta el sistema al variar el parámetro. El sustrato forzado

6. MODELO DE DOS ESCALAS TEMPORALES

está representado por el diagrama de bifurcaciones y las instrucciones son trayectorias simples en este espacio. Las soluciones del sistema autónomo (sin forzar) tienen algún tiempo característico en el cual decaen al atractor que corresponda, según los parámetros y las condiciones iniciales. Por otro lado, las instrucciones entendidas como la variación periódica de un parámetro en este diagrama de bifurcaciones, también imponen un tiempo propio. Cuando la variación del parámetro es mucho mas lenta que los tiempos de decaimiento a los diferentes atractores, podemos identificar en la solución las diferentes características de los atractores en cuestión (ver figura 3.2). Sin embargo, cuando los tiempos de decaimiento y la velocidad de variación del parámetro son comparables, los efectos del forzante tienen consecuencias no triviales, como por ejemplo caos de baja dimensión y comportamiento subarmónico.

6.1.4. Interpretación microscópica. Colapso de dimensión

Desde el punto de vista de la teoría de sistemas dinámicos, entender el comportamiento de un gran número de unidades no lineales interactuando es un problema abierto. Recientemente se han hecho avances notables en el estudio de una clase de problemas de esta índole. Se puede realizar una descripción analítica del comportamiento promedio de poblaciones de osciladores de fase acoplados globalmente. Generalizando la técnica propuesta por Ott et. al. es posible extender el estudio del comportamiento macroscópico de unidades no lineales, aún cuando estas sean sistemas excitables en lugar de osciladores. Gracias a estas consideraciones, podemos bajo ciertas hipótesis, mostrar que el comportamiento promedio de una red de osciladores excitables está relacionado con la forma normal discutida anteriormente. Es posible derivar unas pocas ecuaciones que rigen la dinámica del parámetro de orden, un indicador de coherencia en la población de osciladores. Sorprendentemente, el diagrama de bifurcaciones de las ecuaciones del parámetro de orden, presenta los ingredientes dinámicos necesarios para reproducir los gestos respiratorios en canarios (58). Es decir que una red de osciladores excitables forzada periódicamente, debería presentar un comportamiento de baja dimensión no trivial. Estos resultados sugieren una posible explicación al colapso dimensional que observamos en los gestos respiratorios: las unidades involucradas en el control de los músculos respiratorios sincronizan su actividad de modo de presentar estados colectivos coherentes.

Podemos avanzar un poco mas y preguntar mas precisamente como es que estas unidades se sincronizan. ¿Puede ser que exista un núcleo de unidades sincronizadas

en un fondo de osciladores incoherentes que no contribuye al promedio? Este es un mecanismo posible. Sin embargo la situación es mas delicada. Simulaciones numéricas de un sistema extenso (≈ 1000 osciladores) muestran que para generar las soluciones subarmónicas, las unidades se desincronizan por momentos y luego vuelven a reclutarse. El grado de sincronía en la población no es constante, sino que varía delicadamente de modo de generar lockeos no triviales. En el capítulo V derivamos condiciones sobre los parámetros del sistema, que acotan el grado de sincronía que pueden presentar las unidades (63).

¿Es posible proponer modelos alternativos que presenten los ingredientes dinámicos con los que pudimos reproducir los gestos respiratorios en canarios? El modelo propuesto en (57) es una forma normal. Esto significa que el modelo contiene los términos necesarios y suficientes para tener el diagrama de bifurcaciones necesario que reproduce los datos cuando es forzado apropiadamente. Mencionamos anteriormente que si estudiamos la dinámica del parámetro de orden de una red de osciladores excitables, encontramos un diagrama de bifurcaciones muy similar al de la forma normal: ambos diagramas contienen dos curvas de saddle-node que se intersectan en una bifurcación de cusp, y una curva de bifurcaciones de Hopf que se intersecta con una curva de bifurcaciones saddle-node en una Takens-Bogdanov. Afortunadamente, existen numerosos modelos cuyos diagramas de bifurcaciones presentan características similares a las buscadas. En lo que sigue, analizaremos los modelos de tasa de disparo para poblaciones de neuronas. Una de las ventajas de estudiar estos modelos es que permiten una interpretación biológica mas directa.

6.1.5. Modelos de tasa de disparo y la escala de la descripción

Gran parte de la información sensorial que ingresa al sistema nervioso genera actividad cerebral en grandes escalas espacio-temporales. El número de células involucradas en este proceso es demasiado grande para que cualquier aproximación al problema, en términos de células individuales, sea tratable. En 1972, Hugh R. Wilson y Jack D. Cowan, elaboraron un sistema de ecuaciones diferenciales no lineales acopladas, para modelar la dinámica de conjuntos de neuronas espacialmente localizadas, con poblaciones excitatorias e inhibitorias (64). En su trabajo seminal, introdujeron un modelo que enfatiza las propiedades de las poblaciones neuronales en lugar de las propiedades de las células individuales. Las células que conforman estas poblaciones

6. MODELO DE DOS ESCALAS TEMPORALES

se asumen localizadas espacialmente, y sus interconexiones se asumen dadas al azar. No obstante, dado que el número de conexiones es grande, se asume también que es muy probable que dadas dos neuronas, exista al menos un camino (ya sea directo o a través de interneuronas) que las conecta.

La hipótesis crucial que hacen los autores, es que todos los procesos nerviosos, independientemente de su complejidad, son el resultado de la interacción entre neuronas excitatorias e inhibitorias. Esta afirmación esta sustentada por el trabajo de Hartline Y Ratliff (1958), Hubel y Wiesel (1963, 1965), Freeman (1967, 1968) y mas cercano al canto de aves, Spiro y Mooney. Los últimos muestran explícitamente la existencia de estas especies y sus conexiones en el núcleo RA (44). Es por esto que cuando nos referimos a poblaciones neuronales localizadas, se asume que estas se conforman de subpoblaciones excitatorias e inhibitorias (64).

Uno de los modelos de redes neuronales mas sencillos, es una red aditiva de la forma

$$\dot{x}_i = -x_i + S(\rho_i + \sum_{j=1}^N c_{ij}x_j) \quad (6.1)$$

donde cada escalar $x_i(t)$ representa la actividad de la i -ésima población, ρ_i denota la entrada total de los receptores externos a la población i -ésima; los coeficientes c_{ij} , $i \neq j$, describen las conexiones sinápticas entre poblaciones; c_{ii} son los parámetros de retroalimentación, y la función de saturación (ganancia) $S : R \rightarrow R$ tiene forma de S como se muestra en la figura 6.2. Un ejemplo típico de este tipo de funciones es la función sigmoidea $S(x) = \frac{1}{1+e^x}$. La función S es continua, monótona creciente y satisface $S(-\infty) = 0$ y $S(\infty) = 1$. La idea detrás del modelo aditivo es sencilla: Cuanto mayor es la excitación que recibe una población, mas activa está. Si la excitación es incrementada mas allá de un cierto rango, se produce una saturación de la entrada modelada por la función con forma de S.

Imaginemos la arquitectura neuronal mas sencilla posible: una población excitatoria conectada con una población inhibitoria.

$$\begin{aligned} \dot{x} &= -x + S(ax - by + \rho_x) \\ \dot{y} &= -y + S(cx - dy + \rho_y) \end{aligned} \quad (6.2)$$

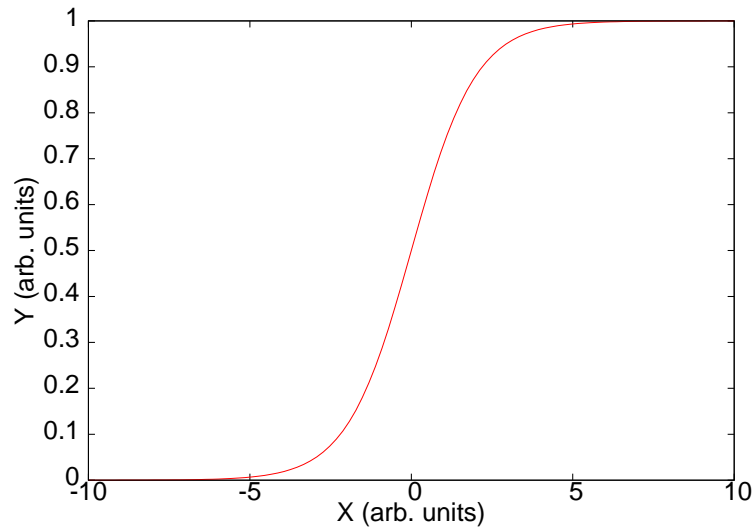


Figura 6.2: Función sigmoidea - La función sigmoidea se define como $S(x) = \frac{1}{1+e^{-x}}$. Esta función es utilizada para implementar el modelo aditivo.

La diversidad de soluciones de este sencillo modelo desafía la intuición. ¿Podemos esperar comportamientos complejos a partir de una regla tan sencilla? Debido a la no linealidad de la función de saturación, este modelo tiene un rico diagrama de bifurcaciones. Esto significa que encontraremos una gran variedad de estados dinámicos diferentes al variar los parámetros del sistema y diferentes maneras de transicionar entre ellos.

Esta arquitectura neuronal se conoce como oscilador neural. A pesar de la aparente simplicidad del modelo, insistimos en la importancia de la no linealidad. Este sistema puede presentar diferentes equilibrios, con diferentes propiedades locales y en diferentes valores de actividad. Para algunos valores de los parámetros, el sistema presenta oscilaciones autónomas, es decir, ciclos límites. En la figura 6.3 mostramos el diagrama de bifurcaciones del modelo de Wilson y Cowan para dos poblaciones interactuando. Un análisis detallado (pero no exhaustivo) de las bifurcaciones de este sistema puede encontrarse en (27).

Imaginemos un escenario sencillo en el cuál estas poblaciones de neuronas reciben señales excitatorias provenientes de otros núcleos. Con esta caricatura pretendemos una primera aproximación a la pregunta de como se traducirían instrucciones neuronales

6. MODELO DE DOS ESCALAS TEMPORALES

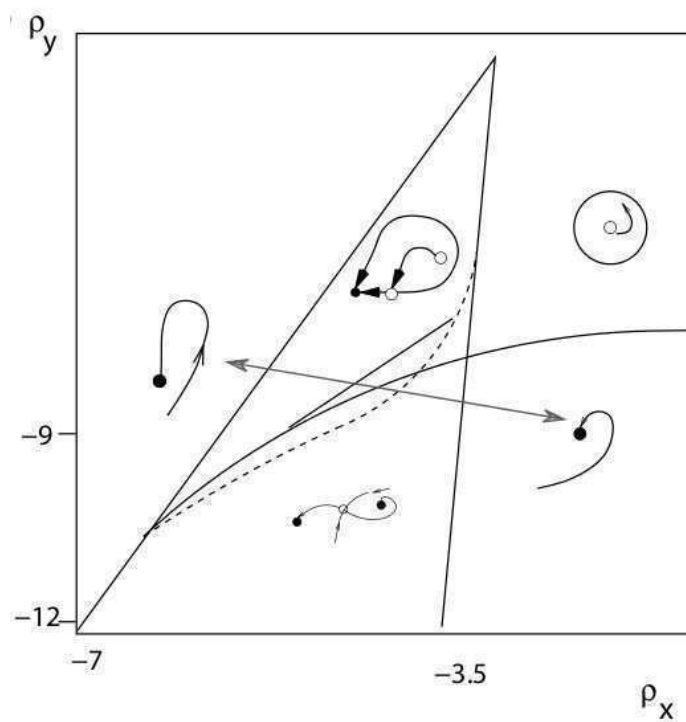


Figura 6.3: Diagrama de bifurcaciones del modelo de Wilson y Cowan - Las curvas que se intersectan en una cusp corresponden a bifurcaciones de saddle-node. La otra curva continua que intersecta una de las curvas de saddle-node corresponde a bifurcaciones de Hopf. El punto de intersección es una bifurcación de codimensión 2 llamada bifurcación de Takens-Bogdanov. Esta figura debe compararse con el diagrama de bifurcaciones de la forma normal en el capítulo 3 3.2

en una jerarquía de núcleos. La instrucción mas simple que podemos analizar es una oscilación armónica.

$$\begin{aligned}\dot{x} &= -x + S(ax - by + \rho_x + A\cos(\omega t)) \\ \dot{y} &= -y + S(cx - dy + \rho_y)\end{aligned}\tag{6.3}$$

La respuesta de este sistema frente a un estímulo externo puede ser extremadamente compleja. Dependiendo de los parámetros de la excitación (A, ω) podemos encontrar diversos regímenes. Un estado dinámico de particular interés es el caos de baja dimensión. En la figura 6.4 mostramos simulaciones numéricas del sistema 6.3 ilustrando este comportamiento. Iniciamos la simulación con 10000 condiciones iniciales equiespaciadas en una grilla cuadrada sobre el dominio $(0, 1) \times (0, 1)$ y graficamos la densidad de estas soluciones para diferentes instantes de tiempo.

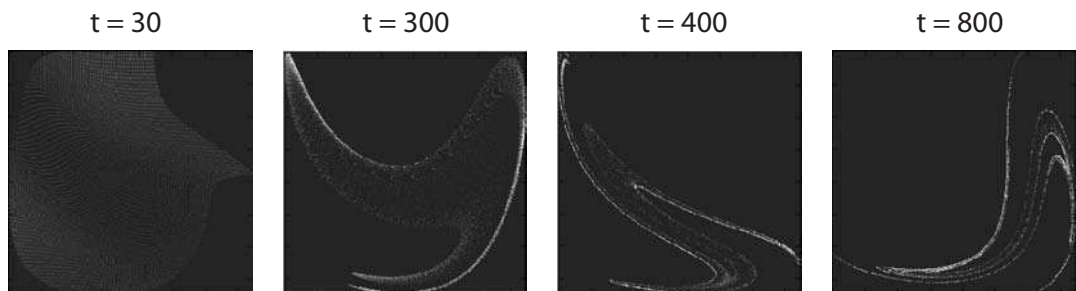


Figura 6.4: Caos de baja dimensión en el modelo de Wilson Cowan excitado periódicamente - En la figura se muestra la evolución temporal de 10000 condiciones iniciales distribuidas de manera uniforme en el dominio $(0, 1) \times (0, 1)$. La densidad de puntos se indica en escala de grises, los lugares de mayor concentración corresponden a tonalidades mas claras. En la figura puede observarse el mecanismo de estiramiento y pliego que dan lugar al atractor extraño. Los parámetros de la simulación son $\vec{p} = (a; b; c; d; \rho_x; \rho_y; A; \omega) = (9, 12, 7, -4.15, -0.9, -8, 1.25, 3.25)$.

Estas soluciones se presentan complejas y proporcionan un mecanismo posible para explicar la generación de patrones temporales complejos sin necesidad de establecer modelos igualmente complejos. Mas aún, estas soluciones tienen propiedades topológicas que permiten caracterizar los mecanismos geométricos que las producen. En esta figura

6. MODELO DE DOS ESCALAS TEMPORALES

se pueden ver los mecanismos de estiramiento y dobléz que dan lugar a estas soluciones. Estos mecanismos pueden caracterizarse mediante una serie de números enteros que se corresponden con invariantes topológicos relacionados a la manera en la que estas trayectorias se anudan en el espacio de fases (54). De esta manera, podemos clasificar comportamientos y establecer reglas de selección que nos permitan descartar modelos.

6.1.6. De regreso a la escala microscópica

El modelo propuesto por Wilson y Cowan ha sido utilizado exitosamente para describir el funcionamiento de muchas funciones nerviosas. ¿Como puede ser que un modelo tan sencillo capture propiedades macroscópicas de conjuntos de neuronas conectadas de maneras complicadas? El diagrama de bifurcaciones que derivamos anteriormente propone una interpretación posible. El comportamiento promedio de una red de osciladores excitables acoplados globalmente, tiene los mismos estados dinámicos y bifurcaciones que el modelo de Wilson Cowan. Esta red es de interés porque los osciladores excitables representan subpoblaciones excitatorias e inhibitorias. Si hiciéramos experimentos numéricos de esta red, y utilizáramos las ecuaciones de Wilson Cowan para analizarlos, encontraríamos un acuerdo inmejorable. Esta última afirmación se sustenta en dos cosas. En primer lugar, podemos calcular explícitamente la dinámica del parámetro de orden de la red en el límite de $N \rightarrow \infty$. Podemos verificar que el diagrama de bifurcaciones obtenido contiene las mismas características presentes en el modelo Wilson Cowan para dos poblaciones (ver figura 6.5). En segundo lugar, hemos mostrado que existe un acuerdo razonable entre la teoría de $N \rightarrow \infty$ y simulaciones numéricas del sistema extenso (con $N \approx 1000$ osciladores) en varios parámetros de interés (63).

Sería una exageración pensar que si un determinado proceso puede explicarse con el modelo de Wilson Cowan, entonces las unidades microscópicas tienen una dinámica tan sencilla como $\dot{\theta} = \omega + \gamma \sin(\theta)$ y una conectividad global. Probablemente, un modelo mas realista de la red incluiría neuronas cuya dinámica podría no reducirse a ecuaciones de fase (las variaciones de amplitud podrían no ser despreciables). Quizás podríamos incluir en el modelo realista, conectividades que reflejen características observadas experimentalmente en algún tejido particular. Cuantos mas detalles agregamos al modelo microscópico mas nos alejamos de la red idealizada cuyo comportamiento macroscópico pudimos describir.

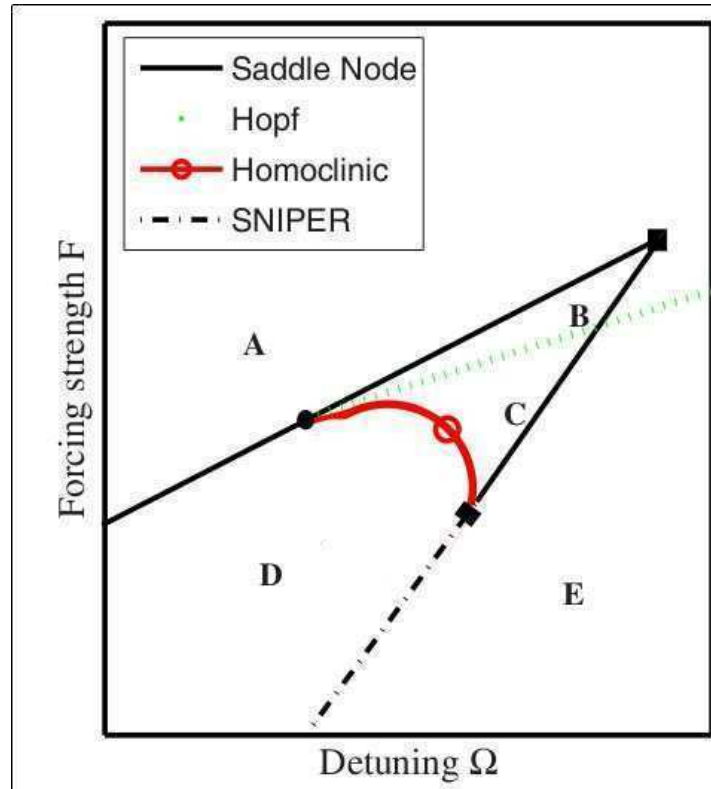


Figura 6.5: Diagrama de bifurcaciones del modelo de Kuramoto forzado periódicamente - La dinámica del parámetro de orden de una población de osciladores de fase forzados periódicamente presenta una serie de bifurcaciones. Los autores consideraron el problema en un sistema de coordenadas corotante con el forzante. Matemáticamente este problema resulta equivalente al problema de considerar una red de osciladores excitables sin forzante externo. Es importante notar la existencia de dos curvas de saddle-node colapsando en una cusp. Una curva de bifurcaciones de Hopf se intersecta con una saddle-node en una bifurcación de codimensión 2, la bifurcación de Takens-Bogdanov. Esta figura debe compararse con los diagramas de bifurcaciones para la forma normal del capítulo 3 3.2 y con el diagrama de bifurcaciones del modelo de Wilson Cowan 6.3. Adaptado de (58)

6. MODELO DE DOS ESCALAS TEMPORALES

Sin embargo, el comportamiento macroscópico de redes reales puede capturarse bien con el modelo de Wilson Cowan. ¿De que nos sirvió entonces entender la dinámica de la red idealizada? La clave del dilema está en la frase *capturar bien*. ¿Que significa que un modelo explique bien un fenómeno? Podemos encontrar soluciones de los modelos que reproduzcan los datos con mayor o menor precisión. Probablemente nunca podamos explicar perfectamente los datos y menos aún si analizamos diferentes escalas de la descripción. Un modelo explica satisfactoriamente los experimentos cuando reproduce algunas características de interés de los datos. Esto no implica *mediante ningún mecanismo formal* que el modelo se ajuste a la realidad ni sugiere una noción de distancia a la cosa en sí.

La manera en la que escrutamos la naturaleza es mediante el método hipotético deductivo: realizamos experimentos para falsar teorías sobre la naturaleza. Analizando esta afirmación de manual, vemos que el método científico no viene dotado de una guía o receta para formular hipótesis nuevas. Es frecuente en las ciencias naturales que existan múltiples explicaciones para diferentes fenómenos esperando para batirse a duelo en futuros experimentos. Sin embargo, es claro que nunca se podrán realizar *todos* los experimentos. Podremos acceder a un subconjunto de los experimentos posibles, aquellos que nos sean indicados por hipótesis cuidadosamente seleccionadas de la inmensidad de explicaciones posibles. La elección cuidadosa de las explicaciones a un fenómeno desconocido nos conduce a experimentos novedosos y en mejor caso, al descubrimiento de nuevos fenómenos.

El hecho de que el comportamiento macroscópico de una red idealizada pueda capturarse con un modelo de Wilson Cowan, sugiere que la imagen microscópica de un fenómeno bien capturado por las ecuaciones de Wilson Cowan, podría estar cerca de una red idealizada. El comportamiento de la red idealizada frente a un estímulo externo puede ser extremadamente complejo, pero el comportamiento del parámetro de orden es de baja dimensión. ¿Cual es el mecanismo que genera comportamiento complejo de baja dimensión en poblaciones de neuronas? No lo sabemos para neuronas reales, pero tenemos una buena idea de lo que ocurre en la red ideal. En el capítulo 5 distinguimos en dos posibilidades: que exista un núcleo de unidades lockeadas, respondiendo de igual manera al estímulo, y que el resto oscilen incoherentemente sin aportar al promedio, o que el nivel de sincronía en la población varíe con el tiempo y la fase del ciclo.

Vimos que existen regiones del espacio de parámetros en los cuales la población puede desincronizarse y describimos estas regiones.

El modelo de Wilson y Cowan asume que los estados de una población excitatoria de neuronas interactuando con una población inhibitoria pueden describirse con un sistema sencillo. Sin embargo, ellos no sugieren un mecanismo mediante el cual se obtiene a la vez, un comportamiento de baja dimensión y no trivial. Asumiremos como hipótesis entonces, que los comportamientos de baja dimensión en poblaciones de neuronas son debidos a fluctuaciones en el grado de sincronía de los pares excitatorios e inhibitorios. Proponemos que este es un mecanismo posible por el cual se generan ritmos complejos en poblaciones de neuronas.

6.2. Modelos de dos escalas temporales

En las secciones subsiguientes proponemos una alternativa al modelo de activación secuencial propuesto por Fee et. al. Sobre el final del capítulo mostramos que nuestras hipótesis son compatibles con los datos experimentales y derivamos predicciones que permiten comparar estos modelos.

6.2.1. Hipótesis

Supondremos que los gestos motores emergen a partir de la interacción de las instrucciones de HVC y el resto de la jerarquía. Estas instrucciones se traducen eventualmente en los gestos de presión observables. Sabemos que en los diamantes mandarines existen neuronas en HVC que codifican partes de los gestos. Por este motivo, si el gesto es repetido (como ocurre genéricamente en canarios), asumiremos que el patrón de activación correspondiente a este gesto también se repite. Dicho de otra manera, nuestra hipótesis es que los gestos respiratorios en canarios son la respuesta de un sustrato no lineal forzado periódicamente. Este sustrato no lineal impone una escala de tiempo intrínseca que interactúa con el período de la señal forzante. De esta manera, la diversidad de gestos puede explicarse como bifurcaciones de un sistema no lineal frente a pequeñas variaciones de los parámetros. Al mismo tiempo, explicamos la correlación entre forma y frecuencia a la que ocurren los gestos. En este sentido, nuestra hipótesis es menos parsimoniosa que el modelo secuencial: este último asume que las conexiones entre HVC y RA, mas la circuitería intrínseca de RA, codifican de alguna manera la morfología

6. MODELO DE DOS ESCALAS TEMPORALES

de los gestos. Las conexiones serán lo que tengan que ser, para satisfacer al modelo. Nosotros elegimos una visión mas restrictiva. Los gestos motores en canarios emergen a partir de la interacción de una instrucción simple con un sustrato neuronal no lineal, imponiendo de esta manera fuertes restricciones en la morfología y frecuencia de los gestos.

Pondremos a prueba la hipótesis de que alcanza suponer que existen al menos dos escalas de tiempo independientes en interacción para explicar la diversidad, morfología y correlación forma-frecuencia, de los gestos respiratorios en canarios. Las claves para implementar nuestras hipótesis en un modelo computacional fueron discutidas extensamente a lo largo de esta tesis. Estamos buscando un modelo de baja dimensión, cuyo diagrama de bifurcaciones contenga ciertas bifurcaciones de interés, y cuya respuesta frente a una instrucción que *se repite a frecuencias altas* pueda aproximar los gestos respiratorios experimentales de canarios.

6.2.2. El modelo

Esta establecido experimentalmente, que existe una jerarquía de procesos en el circuito motor que controla el canto. El núcleo HVC proyecta sobre el núcleo RA modulando su actividad. Los trabajos en diamantes mandarines sugieren que HVC activa secuencialmente los circuitos de RA y el resto de la jerarquía, que codifican la morfología de los patrones en diferentes ventanas de tiempo. Una neurona proyectora de HVC sobre RA dada, dispara una vez por motivo, sugiriendo que la activación de esta neurona codifica una parte de la vocalización emitida. De repetirse el mismo tipo de vocalización se espera un nuevo disparo de la neurona. Los canarios, a diferencia de los diamantes mandarines repiten gestos motores a frecuencias silábicas altas. Por este motivo, asumiremos entonces que el patrón de activación de HVC también se repite.

Queremos estudiar un modelo minimal que pueda capturar estas observaciones. Vamos a describir los procesos discutidos en términos de actividades medias de poblaciones de neuronas excitatorias e inhibitorias. La hipótesis mas sencilla que podemos ensayar es que HVC fuerza una jerarquía de núcleos que empieza en RA y termina en los músculos respiratorios. Para implementar esta hipótesis en un modelo computacional, proponemos que el sustrato forzado puede pensarse, en una aproximación gruesa, como una población de neuronas excitatorias interactuando con una población de neuronas inhibitorias. Alcanza suponer que hay dos poblaciones para que la jerarquía completa

tenga sus propias escalas de tiempo. En nuestro modelo simplificado, no hacemos *ninguna hipótesis de cuales son los núcleos involucrados en la aparición de esta escala de tiempos adicional*. Simplemente queremos poner a prueba la hipótesis de que existe alguna otra escala temporal en la jerarquía y abandonamos la pregunta de donde estaría localizada.

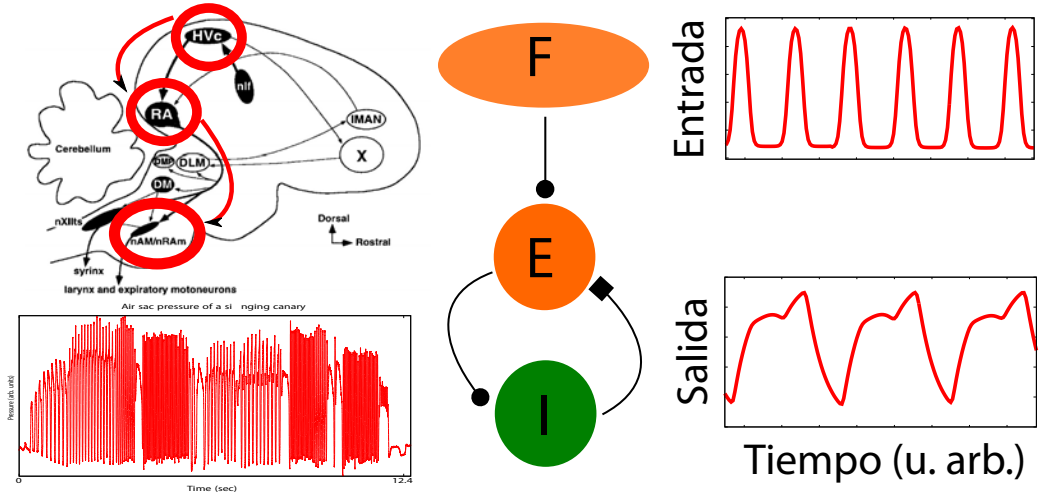


Figura 6.6: Modelo de interacción de escalas de tiempo. - La jerarquía de núcleos del control motor involucrada en el control de los gestos respiratorios se indica con círculos rojos. Modelamos esta jerarquía con un sistema sencillo compuesto de dos poblaciones interconectadas. El sustrato neuronal no lineal puede responder con subarmónicos.

Como discutimos previamente, un modelo sencillo para poblaciones de neuronas excitatorias e inhibitorias interactuando fue propuesto por Wilson y Cowan. Usaremos este modelo para implementar un modelo computacional de la sencilla arquitectura neuronal propuesta.

$$\begin{aligned}\dot{x} &= \tau(-x + S(ax - by + F(\phi))) \\ \dot{y} &= \tau(-y + S(cx - dy + \rho_y)) \\ \dot{\phi} &= \tau(\phi)\end{aligned}\tag{6.4}$$

Aquí $S(x)$ es la función sigmoidea definida como

$$S(x) = \frac{1}{1 + e^{-x}}\tag{6.5}$$

6. MODELO DE DOS ESCALAS TEMPORALES

Y $F(\phi)$ es la actividad de entrada al núcleo excitatorio. Esta actividad representa nuestra hipótesis sobre las instrucciones enviadas desde HVC *como población*. Como suponemos que los patrones de activación en HVC se repiten para gestos repetidos, modelamos la actividad media del núcleo HVC como una *perturbación periódica de un nivel de actividad constante*. Una implementación particular de nuestra suposición es

$$F(\phi) = \rho_x + A\left(\frac{1}{1 + e^{-\eta(\cos(\omega\phi) + \mu)}}\right) = \rho_x + AS(\eta[\cos(\omega\phi) + \mu]) \quad (6.6)$$

donde ρ_x es el nivel medio de actividad, A es la amplitud de las perturbaciones y ω es su frecuencia (ver panel derecho superior en la figura 6.6). Hemos asumido una forma particular de la instrucción debido a que no sabemos como es la actividad media del HVC. Lo que nos interesa es saber si podemos modelar algún tipo de gesto con esta forma particular, pero no es nuestro interés hacer un catálogo de cuales son las formas posibles de esta perturbación. Simplemente pretendemos analizar la respuesta en frecuencia para un tipo dado de perturbación. Dicho de otro modo, queremos estudiar que ocurre cuando repetimos la instrucción a diferentes frecuencias. Podemos adelantar lo que esperamos obtener: la respuesta en frecuencia de un sistema no lineal forzado periódicamente es no trivial, es decir, esperamos comportamientos complejos y diversos en la respuesta en lugar de simples estiramientos o contracciones de los gestos. En particular esperamos que exista una correlación entre la forma de los gestos artificiales y la frecuencia a la que ocurren.

Para poner a prueba nuestra hipótesis es necesario obtener algún acuerdo cuantitativo entre nuestro modelo computacional y los datos experimentales. Necesitamos verificar que existen parámetros para los cuales el modelo reproduce los datos experimentales con cierta precisión. A tal fin, compararemos la actividad del núcleo excitatorio $x(t)$ con los gestos de presión registrados en canarios durante el canto. Ciertamente, estamos sobre simplificando el problema. Asumir que la actividad de los músculos respiratorios sigue la actividad neuronal sin aportar ningún efecto es una simplificación fuerte. Probablemente, un modelo mas realista de la jerarquía completa mas los sacos aéreos, sería mucho mas complejo que el propuesto. Veremos sin embargo que nuestro modelo minimal reproduce muchas de las características observadas en los gestos respiratorios. Es razonable asumir además, que si quisiéramos un acuerdo cuantitativo mas preciso entre los datos y el modelo, podríamos lograrlo agregando mas grados de libertad al

modelo. Nuestra filosofía es sin embargo, y en vista de la gran diversidad de soluciones que pueden obtenerse de un sustrato no lineal forzado, ir de lo mas simple a lo mas complicado.

Finalmente, investigamos si los gestos respiratorios de diamantes mandarines pueden explicarse en términos similares. Para el caso de diamantes mandarines no hacemos la hipótesis de que las instrucciones se repiten, sino que forzamos nuestro modelo computacional con instrucciones no periódicas.

6.3. Estimación de parámetros en modelos no lineales

Nuestro modelo requiere la especificación de 11 parámetros libres. La escala de tiempo τ , las conectividades de las poblaciones (a, b, c, d) , la actividad media de cada población (ρ_x, ρ_y) y los parámetros que usamos para parametrizar las perturbaciones de la actividad media (A, ω, η, μ) . Los parámetros μ y η definen la forma del forzante y no son relevantes. Hemos mostrado en trabajos previos, que es posible aproximar los patrones de presión a partir de forzar un sistema que presente una interacción de bifurcaciones de cusp y de Hopf (57). El oscilador neural descrito por dos poblaciones neuronales de Wilson Cowan acopladas presenta este comportamiento dinámico para grandes conjuntos abiertos del espacio de parámetros. Este sistema se estudia en detalle en (27).

El problema de la estimación de parámetros en modelos no lineales es discutido ampliamente en la literatura y tiene un amplio rango de aplicaciones (65, 66). En este trabajo implementamos una solución mediante la combinación de consideraciones dinámicas y métodos computacionales basados en algoritmos genéticos.

Para encontrar los parámetros que mejor ajustan los datos, definimos la función de error o de costo

$$C(x_0, p) = \sqrt{\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (x_i(x_0, p) - e_i)^2} \quad (6.7)$$

donde e_i son los valores medidos de presión en el instante de tiempo i , $x_i(x_0, p)$ es la solución numérica del modelo con parámetros fijos $p = (a, b, c, d, \rho_x, \rho_y, A, \omega, \eta, \mu, \tau)$ y condiciones iniciales $x_0 = (x_0, y_0, \phi_0)$ en el instante de tiempo i , y N es el número total de mediciones en el segmento experimental. La salida del modelo depende de los valores

6. MODELO DE DOS ESCALAS TEMPORALES

de los vectores x_0 y p . Por lo tanto, dado un segmento experimental e_i , el valor del error es una función de los vectores x_0 y p . En la mayoría de las aplicaciones prácticas esta función tiene una estructura complicada, no podemos conocerla explícitamente (porque no podemos resolver la ecuación diferencial) y presenta muchos mínimos locales. Minimizar esta función es una tarea no trivial y es por este motivo que existen muchos métodos heurísticos para amenizar el proceso. Nosotros elegimos implementar un algoritmo genético para este fin (67). Los algoritmos genéticos han sido extremadamente eficientes en la resolución de problemas de optimización como el que nos plantea la minimización del error en este trabajo. En este caso, definimos un *individuo* como un vector de parámetros y condiciones iniciales (x_0, p) y evaluamos su *fitness* de la siguiente manera; dado (x_0, p) integramos numéricamente el modelo por N pasos con una discretización del tiempo dada por $dt = 0.01$. Para esta tarea implementamos un método de Runge-Kutta de orden 4. Finalmente, computamos el error entre la salida del modelo $x_i(x_0, p)$ y los datos usando la ecuación 6.7. Dado un dominio de búsqueda en el espacio (x_0, p) representamos las soluciones candidatas a buenos mínimos como puntos en el dominio con una precisión de diez dígitos decimales. Luego aplicamos operadores de *crossover* y *mutación* sobre una población inicial e iteramos este procedimiento hasta hallar mínimos locales aceptables.

Para minimizar la función de costo, buscamos un dominio en el espacio de parámetros tal que las características topológicas de las soluciones buscadas pudieran ser reproducidas por el modelo. Como mencionamos anteriormente, fue necesario forzar una bifurcación de cusp con una bifurcación de Hopf. Adicionalmente, como queremos poner a prueba la hipótesis de que los patrones de presión pueden obtenerse como soluciones subarmónicas de un sistema no lineal forzado periódicamente, tenemos que pedir como condición que el sistema presente regiones de lockeos no triviales como las que mostramos en la figura 6.8. Debido a estas consideraciones, definimos un espacio de búsqueda reducido. Finalmente, aplicamos un algoritmo genético como describimos arriba para minimizar la función de costo y obtener información cuantitativa del modelo.

Los gestos respiratorios experimentales fueron registrados utilizando una frecuencia de sampleo de $44100Hz$. Dado que estamos interesados en una actividad mucho mas lenta (del orden de los $100Hz$), resampleamos los datos quedándonos con una muestra de cada 50. Esta resulta en una frecuencia de sampleo efectiva de $\frac{44100}{50}Hz = 882Hz$. La razón por la que hacemos este tratamiento es que los cálculos involucrados en

6.3 Estimación de parámetros en modelos no lineales

la estimación de parámetros se realizan 50 veces mas rápido. Para transformar el parámetro ω a valores de frecuencia en Hz utilizamos la siguiente relación:

$$f = \frac{\omega \tau dt}{2\pi} \frac{44100}{50} Hz \quad (6.8)$$

Para el caso de los diamantes mandarines abandonamos la hipótesis de que las instrucciones son periódicas. Por lo tanto, reformulamos el problema de la estimación de parámetros. Nuestro modelo puede reescribirse de la siguiente manera:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= \tau(-x + S(ax - by + \rho_x(t))) \\ \dot{y} &= \tau(-y + S(cx - dy) + \rho_y) \end{aligned} \quad (6.9)$$

Aquí, $\rho_x(t)$ representa al igual que en canarios, las instrucciones neuronales que provienen del núcleo HVC. Nuestro objetivo fue encontrar $\rho_x(t)$ de modo tal que la función de costo se minimice. Notamos que este problema es mas difícil que lo discutido previamente pues ahora tenemos que especificar N valores para definir completamente $\rho_x(t_i)$.

Para encontrar algún $\rho_x(t_i)$ dividimos el intervalo temporal (dado por la duración del segmento experimental que queremos aproximar) en segmentos temporales mas pequeños de igual duración $\{T_i\}$. Para cada segmento T_i preguntamos cual es el valor de $\rho_x(t_i)$ que minimiza el error en el segmento analizado. Luego construimos $\rho_x(t)$ asignando un valor constante $\rho_x(t_i)$ en cada ventana temporal T_i . De esta manera construimos una sucesión de pulsos que aproximan una curva en el espacio de parámetros y que minimiza la función error 6.7. Finalmente, notamos que este método esta cercanamente relacionado a los métodos que utilizan la sincronización del modelo con los datos para estimar los parámetros (65).

Nuestro objetivo en este capítulo es poner a prueba la hipótesis de que hay dos escalas temporales interactuando. A tal fin es necesario obtener instrucciones con alguna alteración en la información temporal. Para el caso de canarios esto es fácil porque tenemos una representación explícita de las perturbaciones. En particular, la ritmicidad de la instrucción puede ser modificada cambiando el parámetro ω . Para el caso de los diamantes mandarines debemos recurrir a otro método. Como discutimos antes, aproximamos la instrucción neural con secuencias de pulsos constantes. Una manera

6. MODELO DE DOS ESCALAS TEMPORALES

de alterar la secuencia es incrementando la duración de las ventanas temporales T_i manteniendo el mismo valor constante en cada ventana. El resultado de este proceso es un nuevo vector de instrucciones que contiene $N_s > N$ valores. Las soluciones correspondientes, tanto para canarios como para diamantes mandarines tienen $N_s > N$ puntos. Definimos el porcentaje de estiramiento a partir de comparar la duración de la solución estirada y la que encontramos previamente ajustando los datos. En ambos casos definimos el porcentaje de estiramiento como $\alpha = 100 \frac{N_s}{N}$.

El estiramiento temporal de las instrucciones neuronales que fuerzan el modelo tienen un efecto en la morfología de los patrones de presión. Para cuantificar este efecto, buscamos una medida de similaridad entre un patrón estirado y el que obtuvimos a partir del ajuste de los datos experimentales. Para cada patrón estirado computamos la correlación normalizada con los datos. Dado que los patrones estirados tienen una duración mayor que los experimentales, tuvimos que resamplear los patrones estirados de modo que el número de muestras N_s se igualara a la cantidad de muestras experimentales N . Este resampleo se hizo mediante interpolación y decimación. De esta manera obtuvimos un conjunto de puntos ilustrando la relación entre el coeficiente de estiramiento α y la correlación con los datos experimentales.

6.4. Resultados

El canto de los canarios se compone de repeticiones aproximadamente periódicas de diferentes sonidos llamados sílabas. Los gestos de presión utilizados para controlar el aparato fonador también son aproximadamente periódicos (9). Se observa experimentalmente que las diferentes morfologías de los gestos respiratorios ocurren a diferentes valores de frecuencia silábica.

En este trabajo proponemos un modelo simple para explicar las características observadas. Una arquitectura neuronal minimal compuesta de subpoblaciones de neuronas excitatorias e inhibitorias es descripta en términos de su tasa de disparo media. Representamos matemáticamente las tasas de disparo de las poblaciones utilizando el modelo de Wilson y Cowan (64). Las instrucciones de HVC son modeladas como fluctuaciones periódicas de la actividad media de las neuronas proyectoras de HVC sobre RA. La señal forzante es caracterizada por el nivel medio ρ_x , la amplitud A y la frecuencia ω . Desde el punto

de vista de la teoría de sistemas dinámicos, esta situación se puede pensar como un oscilador no lineal forzado periódicamente.

En el campo de la dinámica no lineal, las regiones en el espacio (ρ_x, A, ω) para las cuales el oscilador neural se bloquea a la señal forzadora son llamadas *lenguas de Arnold* (68). Esto provee una representación de la actividad medida en términos de los parámetros de la señal forzante. Nuestro objetivo es poner a prueba la hipótesis de que los patrones de presión utilizados en la producción del canto de canarios, pueden aproximarse bien mediante las respuestas subarmónicas de un sustrato neuronal forzado periódicamente (19). De esta manera intentamos dar una explicación compacta de la morfología de los patrones y su organización en términos de la frecuencia silábica a la que estos gestos son generados por el ave.

En los paneles superiores de la figura 6.7 se muestran cuatro patrones de presión diferentes que están presentes en todos los cantos analizados. En la segunda fila mostramos la solución que mas se aproxima a los datos y las instrucciones correspondientes se grafican en los paneles inferiores. Es llamativo el caso del patrón (C). El período de la respuesta es el doble del periodo de la instrucción forzante. Este patrón fue aproximado por una respuesta subarmónica del sistema. Las respuestas subarmónicas emergen debido a la interacción de la escala de tiempos impuesta por el forzante y las escalas de tiempo intrínsecas del oscilador neural. Adicionalmente, las instrucciones utilizadas para generar el patrón (A) son similares a las utilizadas para generar el patrón (C). Esto sugiere que un pequeño cambio en la instrucción neural puede modificar drásticamente la morfología del patrón de presión. Para el caso del patrón (D) la instrucción también es periódica. Sin embargo, para aproximar los datos fue necesario utilizar una parametrización diferente de la señal forzante. Esto podría indicar que aunque el mecanismo dinámico es común a todos los patrones, la actividad de HVC debería ser cualitativamente distinta para este tipo particular de patrón.

En este trabajo analizamos los cantos de seis canarios adultos machos. Para los tipos de patrón A, B y C, las instrucciones forzantes están unívocamente definidas por puntos en el espacio (ρ_x, A, ω) (ver ecuaciones 6.4, 6.6). Para obtener una representación bidimensional de los datos, realizamos una búsqueda en un espacio de parámetros reducido $(\rho_x, A = 7, \omega)$. De esta forma estamos preguntando cuales son los valores de la actividad media ρ_x y frecuencia ω que mejor ajustan los datos, mientras mantenemos la amplitud de las fluctuaciones en un nivel constante. En la figura 6.8 mostramos

6. MODELO DE DOS ESCALAS TEMPORALES

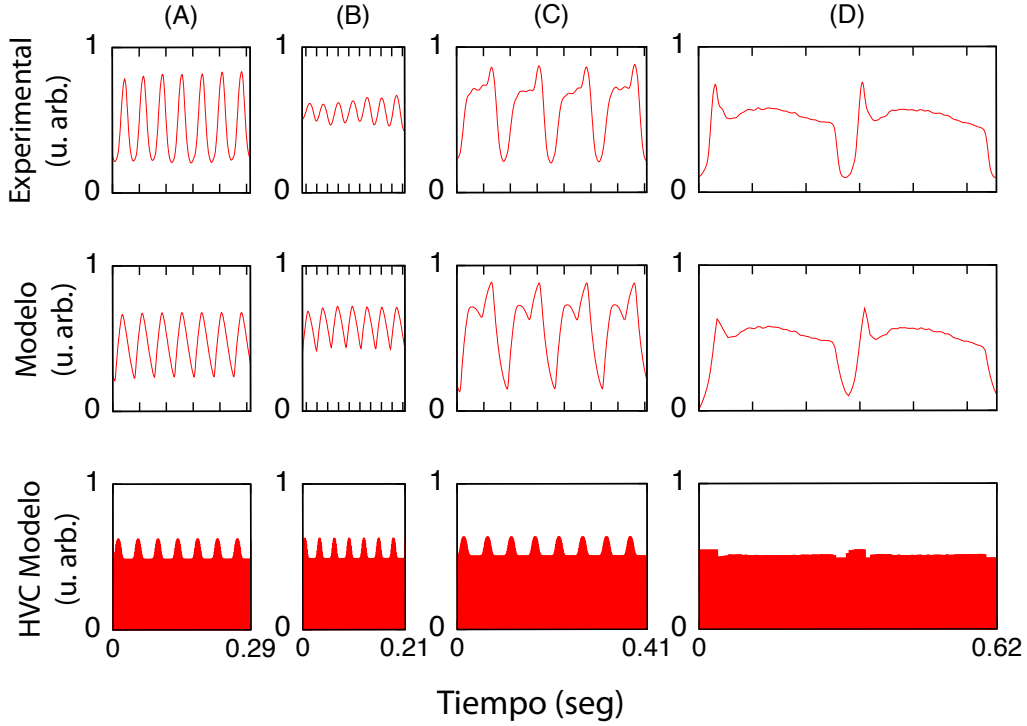


Figura 6.7: Soluciones del modelo y comparación con datos experimentales

- Cuatro gestos de presión diferentes son mostrados en la figura. Estos patrones están presentes en todas las cantos analizados. Todos los patrones son generados por fluctuaciones periódicas de la actividad media de la actividad forzante. Fila superior: Patrones de presión registrados en canarios durante el canto. Paneles intermedios: Soluciones del modelo aproximando los patrones medidos. Fila inferior: La señal forzante utilizada para generar las soluciones mostradas. Los tipos de patrón (A), (B) y (D) están en una correspondencia temporal 1:1 con la señal forzante. Por otro lado, el patrón tipo (C) muestra una propiedad notable. El periodo de este patrón es dos veces el periodo de la señal forzante. Esta solución es llamada *solución subarmónica* y es generada por la interacción de la escala de tiempos intrínseca del sustrato neuronal y la escala de tiempos del forzante. Las soluciones subarmónicas explican al mismo tiempo la morfología del patrón y la frecuencia silábica a la que ocurre. Es interesante notar como pequeños cambios en el forzante inducen cambios drásticos en la morfología del patrón resultante.

Utilizamos la misma actividad media y valores de conectividades para generar los patrones mostrados. Las conectividades son $(a, b, c, d) = (9, 7, 12, -7)$. El valor medio de actividad de la población inhibitoria es $\rho_y = -11$. La escala de tiempos $\tau = 7$ es la misma para todos los patrones. Finalmente, los parámetros del forzante (η, μ) son mantenidos fijos en $(5, -0.7)$; los parámetros restantes (ρ_x, A, ω) son (A) $(-6.1, 12, 2.42)$, (B) $(-5.8, 12, 3.25)$, (C) $(-4.7, 11.3, 2.02)$. El tipo de patrón (D) requiere una parametrización del forzante y no es discutido en este capítulo. Notamos sin embargo que la señal forzante para este patrón también es periódica.

los resultados de estos ajustes en el espacio (ρ_x, ω) . En esta misma figura, se indican en tonos de grises las diferentes regiones de lockeo de nuestro modelo, revelando de esta manera la organización de nuestros resultados. Encontramos que las soluciones subarmónicas son buenas aproximaciones a los datos en muchas realizaciones y para diferentes individuos. El tipo de patrón D fue excluido de este análisis debido a que la señal forzante requiere una parametrización diferente ¹.

Encontramos que el comportamiento subarmónico podría ser una buena estrategia para explicar la diversidad observada con una hipótesis minimal acerca del sustrato neuronal responsable de la actividad respiratoria. Nuestros resultados también sugieren que a pesar de que los patrones motores que controlan las vocalizaciones son debidos a la actividad de miles de neuronas, la dinámica emergente es de baja dimensión. Las características observadas pueden ser descriptas por unas pocas ecuaciones (60).

En la figura 6.9a mostramos la actividad registrada en los sacos aéreos de un diamante mandarín durante el canto. Allí se muestra también la respuesta de nuestro modelo cuando es forzado por una señal no periódica y las instrucciones en cuestión (6.9c). Encontramos que el modelo puede reproducir satisfactoriamente las observaciones experimentales. Llamativamente, la instrucción neuronal no esta estrictamente correlacionada con la presión sintética. En varios segmentos el patrón de presión es generado por la interacción de la instrucción neural y la escala de tiempos intrínseca que induce la inhibición en algún lugar de la jerarquía de núcleos. Mas precisamente, la información temporal del patrón de presión modelado no está enteramente contenida en la señal forzante. Esto sugiere que algunas características del patrón de presión pueden ser debidas a una respuesta activa del sustrato neuronal frente a la señal forzante.

En el caso de canarios, los patrones A, B, y D siguen la actividad del núcleo HVC. Decimos por lo tanto que hay un lockeo 1:1 del oscilador neural con la señal forzante. Por otro lado, las soluciones que aproximan al tipo de patrón C no están en una correspondencia 1:1 con las instrucciones. Este patrón es generado por un lockeo 1:2, es decir que el período de la respuesta es dos veces el período del forzante. Vemos también, en el caso del diamante mandarín, que el modelo sigue a la señal forzante la mayor parte del tiempo. Sin embargo, encontramos que este no es el mecanismo general

¹La forma de las lenguas de Arnold es complicada y depende de la forma de la función periódica que utilizamos para forzar.

6. MODELO DE DOS ESCALAS TEMPORALES

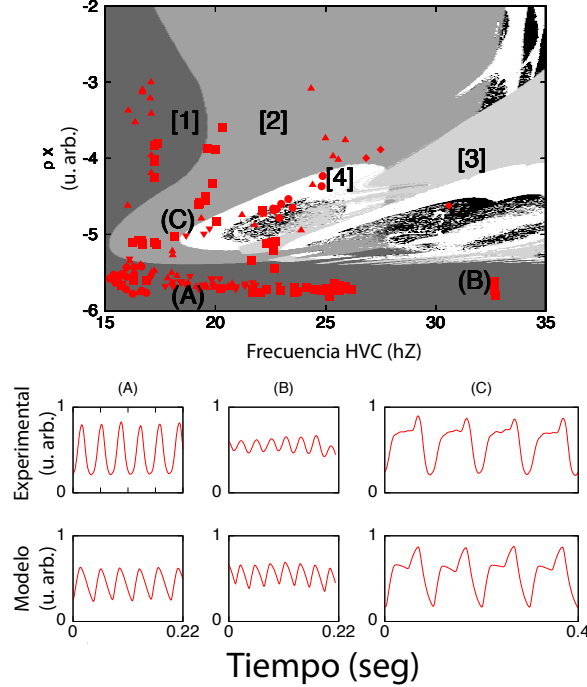


Figura 6.8: Diagrama de lenguas con los mejores ajustes - En esta figura mostramos como las diferentes soluciones del modelo se organizan de acuerdo a la frecuencia ω y la actividad media ρ_x de la señal forzante. Para cada región, los números en círculos indican el periodo de la salida comparado con el periodo del forzante, es decir: para un punto (ρ_x, ω) en la región 2, el forzante tiene la mitad del periodo de la respuesta. Estas regiones se conocen como las *Lenguas de Arnold* del modelo.

Los patrones de presión experimentales pueden ser aproximados por soluciones periodicas del modelo. Analizamos los cantos de 6 canarios adultos. Para cada patrón determinamos los valores de (ρ_x, ω) que mejor aproximan los datos y los valores obtenidos son representados con puntos en el diagrama. Cada tipo de punto corresponde a un individuo diferente. Para hacer estos ajustes mantuvimos la amplitud de las fluctuaciones en un valor constante $A = 7$.

En los paneles inferiores mostramos una solución representativa (y el segmento experimental) de cada tipo indicado en letras mayúsculas. Esto proporciona una organización de los datos experimentales en términos de la actividad media y la frecuencia de la señal forzante.

Las conectividades (a, b, c, d) , la escala de tiempos τ , la actividad media ρ_y y los parámetros del forzante (η, μ) son los mismos que en la figura ???. Los valores de (ρ_x, ω) que mejor ajustan los datos fueron obtenidos mediante la minimización de la función de costo.

Analizamos un total de 650 patrones experimentales y encontramos que 440 ajustan los datos con un error menor que 0.1 (%66), 480 con menos de 0.12 (%72) y 600 con menos de 0.15 (%91). En la figura solo mostramos las soluciones que aproximan los datos con error menor que 0.095. Para este análisis consideramos segmentos compuestos de dos patrones consecutivos, de esta manera cada punto representa dos patrones.

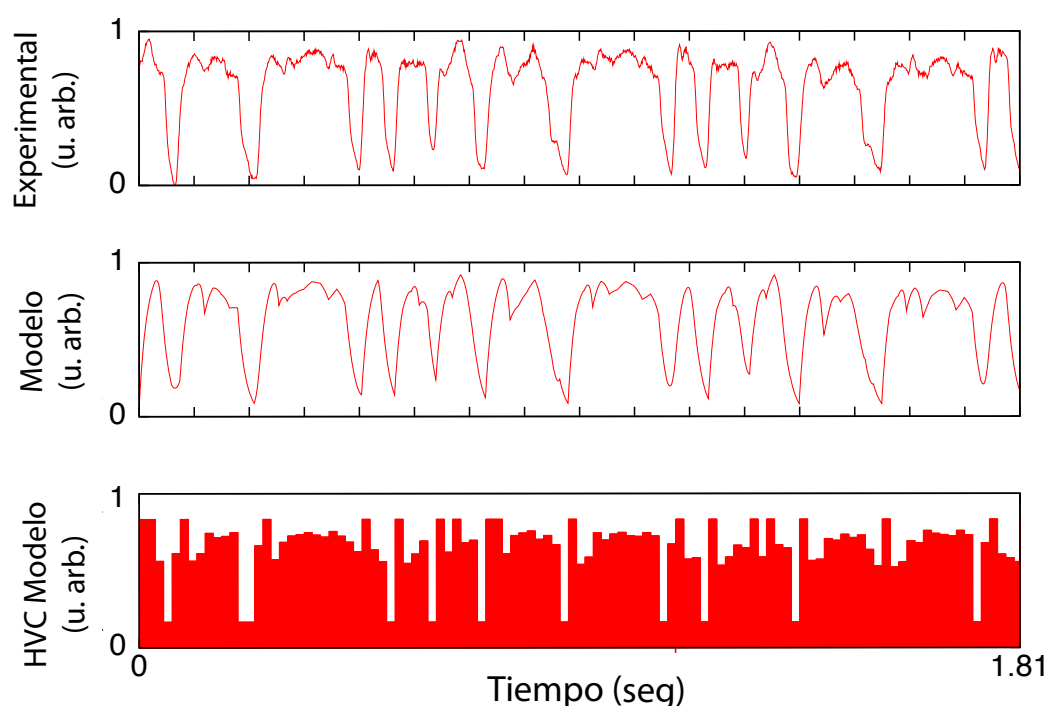


Figura 6.9: Gesto de presión de un diamante mandarín durante el canto - Un registro experimental de presión en los sacos aéreos de un diamante mandarín durante el canto, es aproximado por nuestro modelo. Panel superior: Patrón de presión experimental en un diamante mandarín durante el canto. Panel intermedio: solución del modelo aproximando los datos. Panel inferior: señal forzante utilizada para generar la solución del modelo. En esta figura la presión sigue las instrucciones forzantes durante la mayor parte del tiempo. Sin embargo, hay algunos segmentos de la serie temporal en los cuales el modelo introduce su propia escala de tiempo para generar el patrón observado. Los parámetros del modelo en esta figura son los mismos que en la figura 6.7

6. MODELO DE DOS ESCALAS TEMPORALES

por el cual se genera este patrón. Como fue mencionado antes (ver figura ??), no es cierto *en general* que el patrón de presión se lockea 1:1 con la señal forzante.

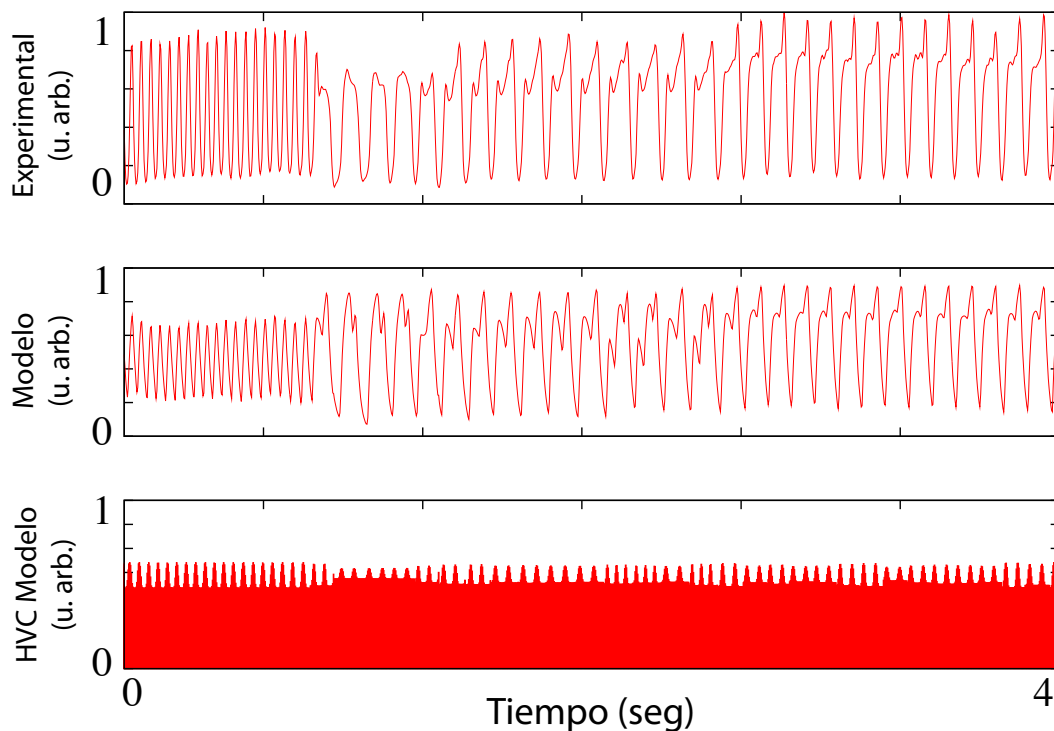


Figura 6.10: Gesto de presión de un canario durante el canto y comparación con el modelo - Panel superior: Actividad respiratoria de un canario durante el canto. Panel intermedio: Actividad de la población excitatoria en el modelo. Panel Inferior: Excitación externa correspondiente al forzante utilizado para aproximar los datos. Para realizar este ajuste se ajustaron los valores de (ρ_x, A, ω) . En la figura se muestran soluciones de periodo 1, 2 y 3.

6.5. Discusión y predicciones

Nuestros resultados sugieren una predicción falsable del modelo propuesto. Dado que la información temporal no está enteramente contenida en la instrucción neural debemos esperar cambios en la morfología de los patrones si la escala temporal de las instrucciones es modificada. Esperamos por lo tanto que la morfología de los patrones cambie notablemente para aquellos patrones que fueron aproximados por soluciones generadas por interacciones de escalas de tiempo.

Inspirados en experimentos reportados en diamantes mandarines, investigamos la respuesta del modelo frente a una instrucción neuronal estirada. En la figura 6.11 mostramos la respuesta del modelo para valores incrementales de estiramiento. En esta figura analizamos dos patrones de presión. En la columna izquierda mostramos un patrón del tipo B de un canario adulto. Podemos ver que a medida que incrementamos el porcentaje de estiramiento, el patrón de presión comienza a parecerse al tipo A. Esto se puede interpretar en términos de nuestro modelo; mediante un cambio de frecuencia de la señal forzante, nos alejamos de la región de lockeo 1:2 que se muestra en la figura 6.8. Para el caso de los diamantes mandarines la situación es diferente. Para los segmentos temporales en los cuales el modelo sigue la instrucción neural, nada extraño ocurre. Sin embargo, una de la figura 6.11(izq) muestra que para los intervalos temporales en los cuales el modelo no sigue rigurosamente las instrucciones, ocurren cambios en la morfología del patrón emergente.

Para cuantificar esta última observación, realizamos un análisis de correlación entre los patrones estirados y los datos para diferentes valores de estiramiento. La figura 6.12 muestra la correlación entre las salidas del modelo de la figura 6.11 y los patrones medidos. Se puede ver que el tipo de patrón C se degrada mas rápido que el patrón respiratorio del diamante mandarín. Esto es debido a que el patrón de presión tipo D es generado estrictamente por la interacción de dos escalas de tiempo, mientras que la actividad de presión para diamantes mandarines sigue la señal forzante la mayor parte del tiempo.

Tenemos entonces dos modelos alternativos para la generación de gestos motores en aves. El modelo secuencial de Fee et. al. y nuestro modelo de interacción de escalas temporales. Ambas propuestas están en acuerdo con lo que sabemos de la fisiología del circuito motor y los experimentos reportados. El modelo secuencial propone que la escala de tiempo relevante esta impuesta desde el núcleo HVC. Nuestra propuesta sin embargo es que existe al menos una escala de tiempo adicional en el resto de la jerarquía, y que la morfología y organización en frecuencia silábica de los gestos puede explicarse a partir de la interacción de esta escala de tiempos y la ritmicidad impuesta por la instrucción. El modelo secuencial está sustentado en un experimento notable: mediante cambios de temperatura locales en el núcleo HVC de diamantes mandarines, se puede controlar la velocidad de activación de la secuencia. Se infiere entonces que las vocalizaciones deben ocurrir mas lentamente, sin cambios mayores en la estructura

6. MODELO DE DOS ESCALAS TEMPORALES

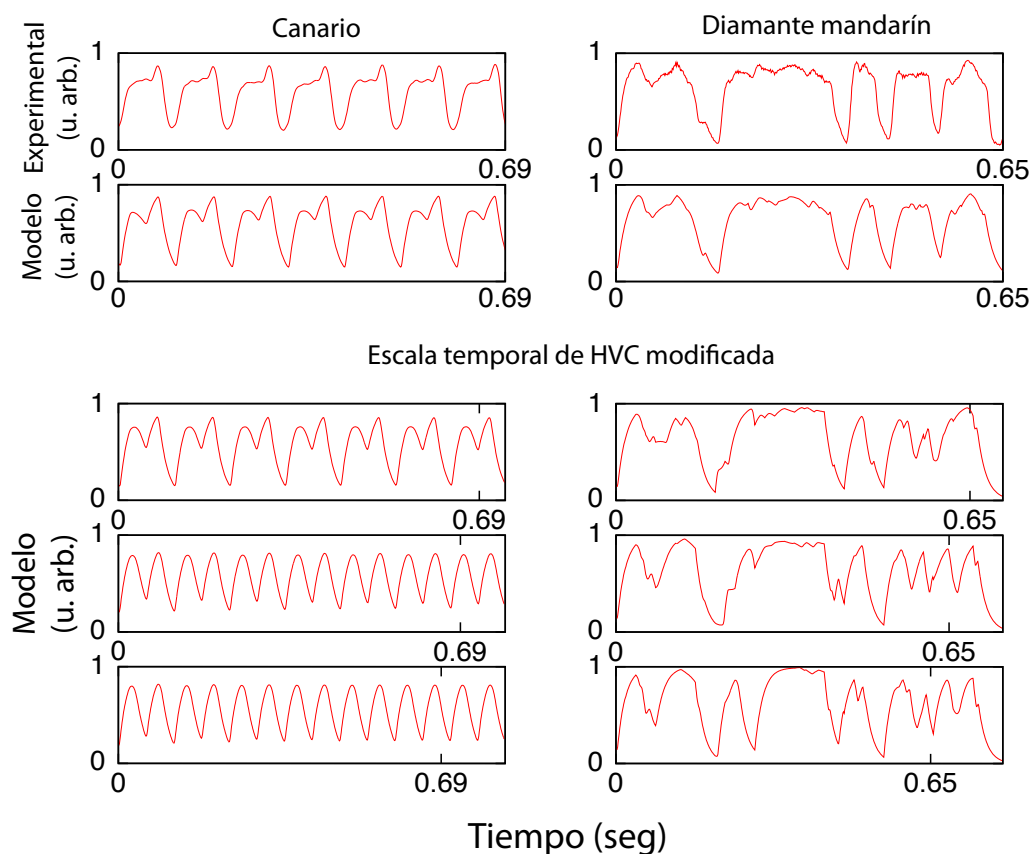


Figura 6.11: Efecto de modificar la información temporal del forzante - Las soluciones que aproximan al tipo de patrón (C) en canarios y las actividad de presión modelada para diamantes mandarines son estirados. El patrón (C) cambia su morfología apreciablemente y comienza a parecerse al tipo (A) (ver figura 6.7). La actividad respiratoria del diamante mandarín también se modifica cuando estiramos la señal forzante. Sin embargo, las diferencias no son tan drásticas como en el caso del patrón tipo (C) de canarios.

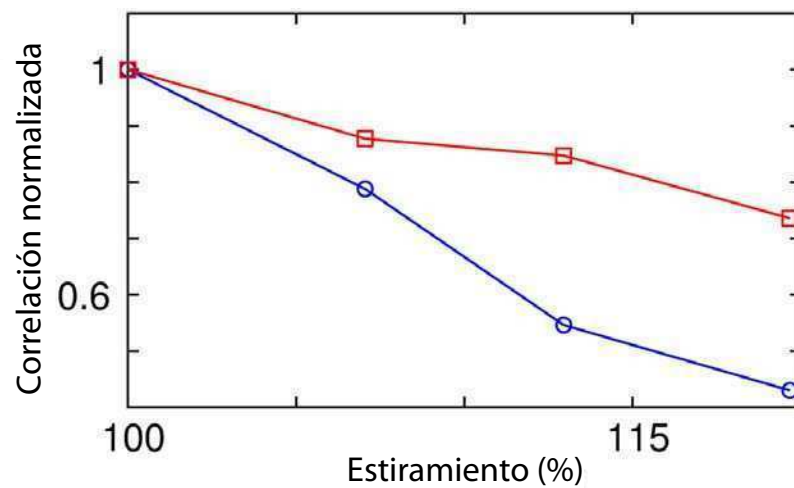


Figura 6.12: Degradación en función del estiramiento - Correlación versus estiramiento para un *bout* de diamante mandarín y un conjunto de patrones tipo (C) de canarios. La línea con puntos cuadrados corresponde al diamante mandarín; la línea con puntos circulares corresponde al canario. En el rango mostrado vemos que la correlación alcanza un valor menor para los gestos de canarios. El estiramiento de la instrucción neural resulta en una mayor degradación de los gestos del canario en comparación con el diamante mandarín.

6. MODELO DE DOS ESCALAS TEMPORALES

acústica de las vocalizaciones. Esto es una evidencia fuerte a favor de la existencia de una *única* escala de tiempo en el circuito de control motor. Sin embargo, nuestra propuesta es que existen al menos dos escalas de tiempo. Nuestro modelo sugiere que la interacción de escalas solo puede manifestarse en gestos repetidos a frecuencias altas. Por este motivo, no tenemos mayores discrepancias en el caso de los diamantes mandarines, dado que estos no repiten sílabas. Este fenómeno es radicalmente distinto para canarios; estos pájaros repiten sílabas a frecuencias que van de 10 a 100Hz y presentan una notable correlación de forma-frecuencia. Basándonos en estas observaciones y en el buen acuerdo que existe entre nuestro modelo y los datos, sugerimos que un experimento de temperatura en canarios debería arrojar resultados muy distintos a los reportados en diamantes mandarines. Al manipular la escala de tiempos del HVC esperamos que aquellos gestos que asumimos generados por la interacción de dos escalas temporales se deformen, alterando fuertemente el contenido acústico de las vocalizaciones.

Conclusiones

7.1. Baja dimensión y subarmónicos

Los gestos respiratorios responsables del control de la sirínge en el canto de aves son debidos a la actividad coordinada de miles de neuronas. En el cerebro del ave, estas neuronas se encuentran agrupadas en regiones definidas del espacio llamadas núcleos. Estos núcleos a su vez, están conectados entre si formando circuitos cuya funcionalidad es objeto de indagación teórica y experimental. Debido al interés creciente en este modelo animal, en los últimos años se ha aprendido mucho sobre los circuitos que controlan la producción de gestos motores en aves canoras.

Las instrucciones motoras que controlan el órgano vocal del ave están controladas principalmente por dos núcleos; el núcleo HVC y el núcleo RA. Este último proyecta sobre los núcleos que controlan las motoneuronas respiratorias y siríngeas. La manera en que el canto es codificado en los patrones temporales de HVC y RA no está del todo establecida. Existe sin embargo, evidencia experimental a favor de un paradigma particular. El modelo secuencial propuesto por Fee et. al. sugiere que cada neurona de HVC codifica por una parte del gesto motor, codificada a su vez en las secuencias de activación de RA. Las neuronas en HVC disparan secuencialmente ordenando la activación de las diferentes partes del gesto. Dos experimentos cruciales soportan esta visión; existen neuronas en HVC que proyectan sobre RA cuyos disparos están lockeados temporalmente a partes específicas de sílabas particulares (69). Mediante la manipulación local de la temperatura en HVC es posible cambiar la velocidad de activación de la secuencia. Al enfriar el núcleo HVC, la secuencia de activación se recorre mas

7. CONCLUSIONES

lentamente y se encuentra experimentalmente un estiramiento de las vocalizaciones con modificaciones menores en el contenido acústico de las mismas. Estos experimentos fueron realizados en diamantes mandarines, una especie que, por el contrario de lo que ocurre en canarios, *no repite sílabas*.

La estructura temporal de los patrones respiratorios en canarios es diversa y compleja. Diferentes vocalizaciones corresponden a diferentes gestos respiratorios. Una particularidad del canto del canario es que la repetición de una misma sílaba puede tener frecuencias silábicas de hasta $60Hz$. Se observa además experimentalmente que las diferentes morfologías de los gestos ocurren en rangos de frecuencias determinados. Esto significa que existe alguna correlación entre la morfología del gesto y su duración. En (19) los autores proponen un mecanismo que podría dar lugar a esta correlación. Los diferentes gestos motores no corresponden a la activación de diferentes circuitos (uno para cada tipo de gesto) sino que podrían ser debidos a la respuesta subarmónica de un único (o unos pocos) sustrato no lineal forzado periódicamente. Esta hipótesis sugiere una explicación para la correlación forma-frecuencia a la vez que sugiere una estrategia para generar diversidad en el sistema de control motor; los diferentes patrones corresponden a diferentes respuestas del sustrato forzado.

En el capítulo III investigamos un modelo minimal para reproducir los gestos respiratorios en canarios. Una forma normal forzada periódicamente reproduce muchas de las características observadas en los datos. En particular, pudimos poner a prueba la hipótesis de que muchos de estos gestos pueden ser debidos a la respuesta subarmónica del sustrato forzado frente a una instrucción periódica sencilla. Surje entonces la pregunta natural de como es posible que la actividad emergente de un sistema nervioso complejo pueda aproximarse con las soluciones de una regla causal tan sencilla, de baja dimensión.

7.2. Osciladores acoplados

Para tener una idea de como es posible obtener dinámica no trivial de baja dimensión en sistemas compuestos por muchas unidades, estudiamos en el capítulo IV, una generalización del modelo de Kuramoto. Una red de osciladores acoplados globalmente fuerza a otra red de osciladores excitables acoplados globalmente. El estudio analítico de este sistema fue posible gracias al reciente avance introducido en el campo por Ott et. al (29). El resultado principal de esta parte es que las características dinámicas que fueron

necesarias para aproximar los datos con el modelo dinámico discutido previamente, pueden obtenerse a partir de considerar el comportamiento macroscópico de una red de osciladores excitables forzados periódicamente. Mas específicamente, el diagrama de bifurcaciones del parámetro de orden del sistema extenso se corresponde con el diagrama de bifurcaciones de la forma normal. Esto nos proporciona un fundamento microscópico para el modelo fenomenológico estudiado en el capítulo II.

El tratamiento de Ott para sistemas de osciladores acoplados es aplicable al modelo de Kuramoto y a varias de sus generalizaciones. En varios casos de interés podemos obtener ecuaciones diferenciales para la dinámica del parámetro de orden. Sin embargo, el método de Ott no nos da una idea de lo que ocurre a nivel microscópico. La respuesta de la red excitable frente a forzantes periódicos puede ser muy compleja; dependiendo de los parámetros del sistema podemos esperar respuestas subarmónicas y caos de baja dimensión. Este tipo de soluciones llevan consigo información geométrica acerca del mecanismo por el cual son generadas (54) y en este sentido decimos que estas soluciones tienen propiedades topológicas bien definidas. ¿Que está ocurriendo con los osciladores cuando forzamos de modo tal de tener respuestas subarmónicas? Como mencionamos previamente, el tratamiento de Ott no ofrece una respuesta a este interrogante. Para clarificar este punto conviene pensar en dos situaciones opuestas; una posibilidad es tener un conjunto de osciladores fuertemente lockeados entre ellos respondiendo al forzante externo en bloque (por ejemplo, si el acople entre ellos es lo suficientemente grande, responden al forzante como un único oscilador), sobre un fondo de osciladores incoherentes que no aportan al promedio. Otra posibilidad es que la sincronía de los osciladores varíe en el tiempo de manera complicada. Encontramos que esta última posibilidad es la que ocurre genericamente, y en particular mostramos que para obtener caos de baja dimensión en el parámetro de orden es necesario que el sistema se desincronice de tanto en tanto.

Estas observaciones sugieren un mecanismo mediante el cual se obtiene una dinámica no trivial, de baja dimensión, a partir de muchas unidades excitables respondiendo a un estímulo. La manera en la cual los osciladores responden subarmónicamente es desincronizándose delicadamente en instantes precisos. Basados en esta imagen simplificada del sustrato neuronal forzado, proponemos como hipótesis que la generación de ritmos cerebrales complejos puede explicarse mediante la variación de la sincronía global en las unidades intervinientes.

7. CONCLUSIONES

7.3. Modelo de dos escalas de tiempo. Predicciones

Para poner a prueba nuestra hipótesis es necesario un modelo mas cercano a la biología. Nuestra propuesta es que los ritmos complejos en los gestos respiratorios de los canarios emergen a partir de la interacción de al menos dos escalas de tiempo; una dada por la instrucción en HVC, y la otra es intrínseca al resto de la jerarquía de núcleos involucrados en el procesamiento de esta instrucción y el aparato respiratorio. Esta propuesta está en franca oposición al modelo secuencial de Fee et. al. En primer lugar, la descripción del sistema se realiza en términos de la tasa de disparo de los núcleos. En segundo lugar, los resultados experimentales de Fee et. al. soportan una visión donde la *única* escala temporal relevante al control motor se encuentra en la señal del HVC, el activador de secuencias. La razón principal por la que creemos pertinente nuestro análisis es que los diamantes mandarines no repiten sílabas; esto significa en términos de nuestro modelo, que no deberíamos esperar lockeos entre la señal y el sustrato forzado, sino que el comportamiento observado corresponde a la respuesta transitoria del sustrato frente a la señal de HVC. Los canarios, por el contrario, muestran una diferencia comportamental sustancial; esta especie repite sílabas en grandes rangos de frecuencias silábicas y nuestra sugerencia es que el ave hace uso de este regimen de operación para generar diversidad mediante lockeos no triviales de las diferentes escalas de tiempo involucradas.

Elegimos modelar el sustrato forzado con dos poblaciones de neuronas excitatorias e inhibitorias interconectadas. La forma funcional particular de nuestro modelo es el oscilador neural de Wilson y Cowan, un modelo ampliamente utilizado para describir poblaciones de neuronas. Llamativamente, el diagrama de bifurcaciones del modelo de Wilson y Cowan es equivalente al diagrama de bifurcaciones que rige la dinámica del parametro de orden de una red de osciladores excitables. Al mismo tiempo, este diagrama de bifurcaciones es equivalente al que se obtiene para la forma normal discutida en el capítulo III. Sabemos por lo tanto, que forzando apropiadamente estos diagramas de bifurcaciones podemos aproximar muchas características de los gestos respiratorios en canarios. Desde el punto de vista de la biología, resulta ventajoso utilizar el modelo de Wilson Cowan pues ofrece una interpretación mas directamente relacionada con variables fisiológicas. Sin embargo, las propiedades matemáticas de los sistemas estudiados en este trabajo son equivalentes.

7.3 Modelo de dos escalas de tiempo. Predicciones

En nuestro modelo minimal de dos núcleos forzados, las poblaciones reciben una señal periodica que representa la instrucción del núcleo HVC. De esta manera, la escala de tiempos propia de la señal forzante interactúa con los tiempos propios de decaimiento a los diferentes atractores del oscilador neural. La parametrización particular de la excitación de HVC es irrelevante a nuestros propósitos. La única información que tenemos, de diamantes mandarines, es que la secuencia de HVC debería ser similar cuando se trata de sílabas similares (69). Como el canario repite sílabas, asumimos que la señal de HVC es periodica. Adicionalmente, es debido a esta propiedad que esperamos lockeos entre la señal y el sustrato forzado. Los lockeos esperados no son necesariamente 1:1, por el contrario, esperamos lockeos no triviales, y en particular lockeos subarmónicos. Nuestra propuesta es que el canario utiliza la respuesta en frecuencia del sustrato como estrategia para generar diversidad en los patrones respiratorios.

El análisis extensivo de los datos experimentales de nuestro laboratorio arroja una conclusión importante; es suficiente asumir una arquitectura neuronal simple para reproducir las morfologías y su organización en el espacio de frecuencias silábicas. Alcanza con suponer que la escala de tiempos impuesta por HVC interactúa con alguna otra escala de tiempo propia del sistema forzado para generar la diversidad observada. Remarcamos en este punto que no hemos hecho ninguna hipótesis acerca de la ubicación en el circuito de esta escala de tiempos adicional. Tal vez un modelo mas realista incluya poblaciones adicionales e interacciones mas complejas. Sin embargo, para poner a prueba la hipótesis de que los ritmos respiratorios complejos ocurren por interacción de dos escalas de tiempo, nuestro modelo es suficiente.

Los gestos respiratorios de canarios han sido bien aproximados por una implementación matemática de nuestras hipótesis. La existencia de una segunda escala de tiempos en el control motor del ave es no obstante, una pregunta experimental. Nuestra propuesta implica que la modificación de una escala de tiempos con respecto a la otra debería generar cambios cualitativos en los gestos motores en lugar de un simple estiramiento. Esperamos deformaciones importantes en los gestos respiratorios que presentan una estructura temporal mas compleja, pues proponemos la subarmonicidad como mecanismo compatible para la generación de morfologías diversas en intervalos de frecuencia bien definidos. Nuestro modelo ofrece además, una interpretación de estas deformaciones; las regiones en las cuales un oscilador no lineal se lockea a un forzante, las lenguas de Arnold, tienen una organización bien definida en el espacio de parámetros y por lo tanto

7. CONCLUSIONES

la modificación de una frecuencia puede sacar al sistema de una región y colocarlo en otra, con propiedades topológicas diferentes. Una variación en la frecuencia del forzante se entiende, en términos de nuestras hipótesis, como un desplazamiento en el espacio de parámetros y podría dar lugar a cambios cualitativos debido a las bifurcaciones que presenta el sistema.

El experimento crucial que pone a prueba nuestras hipótesis ha sido realizado previamente. Los resultados y técnicas experimentales empleados por Fee *et al.* en diamantes mandarines son realmente notables. Sin embargo, creemos que estos resultados han sido sobre interpretados y que el modelo secuencial debe fallar para frecuencias de repetición altas. Nuestra hipótesis es que el canario opera justamente en este régimen; en lugar de modificar el patrón de HVC para cada gesto diferente, repite el patrón en amplios rangos de frecuencias logrando morfologías diversas debido a la interacción no lineal del sustrato forzado y la instrucción repetida. Los experimentos de Fee repetidos en canarios deberían generar cambios mas complicados que simples estiramientos.

Los resultados expuestos en este trabajo sugieren que la descripción de procesos nerviosos en el circuito de control motor del ave puede darse en términos de actividades medias a nivel poblacional. Esta aproximación representa una simplificación experimental considerable; en lugar de medir unidades individuales, es suficiente considerar las actividades medias de los núcleos para poner a prueba nuestras hipótesis. Adicionalmente, en caso de que nuestra descripción fuera apropiada, la manipulación apropiada de estas señales permite una implementación sencilla de nuestros modelos en dispositivos biomiméticos que pueden ser utilizados en experimentos mas sofisticados.

A pesar de la inmensa complejidad que presenta un ave, hemos podido hallar reglas causales inspiradas en la neuroanatomía del circuito motor que permiten dar una descripción cuantitativa sencilla de los mecanismos de complejidad y diversidad en el canto de aves. En este trabajo estudiamos un mecanismo no lineal posible; el uso de la subarmonicidad. Sin embargo, como remarcamos recurrentemente, el comportamiento de los sistemas no lineales es objeto de investigación y debate. Por este motivo es razonable esperar una variedad de mecanismos diferentes para la generación de complejidad en sistemas biológicos. Nuestra explicación es compacta, y es la naturaleza no lineal de las unidades nerviosas la razón fundamental de esta descripción sencilla.

Bibliografía

- [1] R. Laje G.B. Mindlin. The physics of birdsong. *Springer*, 2005. 1, 2
- [2] P. Marler. Nature s music: The science of birdsong. cap 1. *Elsevier Academic Press*, 2004. 1, 3, 4
- [3] M. Pesaran P. P. Mitra M.S. Fee, B. Shraiman. *Nature*. 2, 36
- [4] F. Nottebohm J. R. Kirn. Direct evidence for loss and replacement of projection neurons in adult canary brain. *Journal of Neuroscience*. *13(4):1654-1663*, 1993. 2, 8
- [5] Stokes T. M. Nottebohm, F. and C. M. Leonard. Central control of song in the canary, *serinus canarius*. *J. Comp. Neurol.*, *165: 457-486*. doi: *10.1002/cne.901650405*, 1976. 3
- [6] R Suthers. F. Goller. *J. Neurophysiology* *70:867-876*. 4
- [7] R. Suthers. F. Goller. The role of syringeal muscles in controlling phonology of birdsong. *J. Neurophysiology* *76:287-300*, 1996. 4
- [8] D. Margoliash R. Suthers. Motor control of birdsong. *Current opinion in Neurobiology*. *12:684-690*, 2002. 4
- [9] M. Magnasco R. Laje Tim Gardner, G. Cecchi and Gabriel B. Mindlin. Simple motor gestures for birdsongs. *Phys. Rev. Lett.* *87, 208101*, 2001. 4, 33, 38, 39, 54, 116
- [10] Ezequiel M. Arneodo, Yonatan Sanz Perl, and Gabriel B. Mindlin. Acoustic signatures of sound source-tract coupling. *Phys. Rev. E*, *83:041920*, Apr 2011. 4, 35, 36

BIBLIOGRAFÍA

- [11] Ezequiel M. Arneodo and Gabriel B. Mindlin. Source-tract coupling in birdsong production. *Phys. Rev. E*, 79:061921, Jun 2009. 4, 35, 36
- [12] Mitchell J. Feigenbaum. Quantitative universality for a class of nonlinear transformations. *JOURNAL OF STATISTICAL PHYSICS Volume 19, Number 1*, 25-52, DOI: 10.1007/BF01020332, 1978. 6
- [13] A. F. Huxley. A. L. Hodgkin. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *J. Physiol.* 117:500-544, 1952. 6, 12
- [14] M. Konishi. *Curr. Opin. Neurobiol.* 4, 827, 1994. 7
- [15] R. Suthers. *J. Neurobiol.* 33, 632, 1997. 7
- [16] F. Goller R. A. Suthers and C. Pytte. The neuromuscular control of birdsong. *Phil. Trans. R. Soc. B* 354, 927, 1999. 7, 54
- [17] R.S. Hartley and Suthers R.A. Airflow and pressure during canary song: direct evidence for mini-breaths. *J. Comp. Physiol. A* 165, 15-26, 1989. 7, 54
- [18] R. S. Hartley. *Respiration Physiology* 81, 177, 1990. 7
- [19] Marcos A. Trevisan, Gabriel B. Mindlin, and Franz Goller. Nonlinear model predicts diverse respiratory patterns of birdsong. *Phys. Rev. Lett.*, 96:058103, Feb 2006. 8, 9, 70, 80, 92, 117, 128
- [20] FitzHugh R. Mathematical models of threshold phenomena in the nerve membrane. *Bull. Math. Biophysics*, 17:257-278, 1955. 13, 14
- [21] Arimoto S. Nagumo J. and Yoshizawa S. An active pulse transmission line simulating nerve axon. *Proc IRE.* 50:2061-2070, 1962. 13
- [22] Eugene M. Izhikevich and Richard FitzHugh. Fitzhugh-nagumo model. *Scholarpedia*, 1(9):1349., 2006. 14
- [23] B. Lindner and L. Schimansky-Geier. Analytical approach to the stochastic fitzhugh-nagumo system and coherence resonance. *Phys. Rev. E* 60, 7270-7276, 1999. 14

- [24] K. Huang. Statistical mechanics. *John Wiley Sons*, 1987. 14
- [25] H. L. Swinney C.D. Andereck, S.S. Liu. Flow regimes in a circular couette system with independently rotating cylinders. *Journal of Fluid Mechanics* 164: 155–183, 1986. 15
- [26] H. L. Mancini T. Ondarçuhu, G. B. Mindlin and C. Pérez García. Dynamical patterns in Bénard-Marangoni convection in a square container. *Phys. Rev. Lett.* 70, 3892–3895, 1993. 15
- [27] Izhikevich E. M. Hoppensteadt F. C. Weakly connected neural networks. *Springer-Verlag New York*, 1997. 19, 56, 72, 74, 92, 103, 113
- [28] Kuramoto Y. Self-entrainment of a population of coupled nonlinear oscillators. *Lecture notes in Physics (Springer, New York, 1975), Vol 39, pp. 420-422*, 1975. 19, 71, 92
- [29] Ott E. and Antonsen T.M. Low dimensional behavior of large systems of globally coupled oscillators. *Chaos* 18, 037113, 2008. 19, 24, 26, 27, 72, 73, 77, 78, 82, 85, 92, 128
- [30] Rosenblum M. Pikovsky A. and Kurths J. Synchronization: A universal concept in nonlinear science. *Cambridge University Press*, 2001. 19, 20, 21, 72, 73, 85
- [31] J. Guckenheimer. Isochrons and phaseless sets. *J. Math. Biol.*, 1: 259-273., 1975. 21
- [32] Izhikevich E. M. *IEEE Transactions on Neural Networks, Vol. 10, pp. 479-507*, 1999. 21, 72
- [33] Juan A. Acebrón, L. L. Bonilla, Conrad J. Pérez Vicente, Félix Ritort, and Renato Spigler. The kuramoto model: A simple paradigm for synchronization phenomena. *Rev. Mod. Phys.*, 77:137–185, 2005. 23, 24
- [34] Ott E. and Antonsen T.M. Long time evolution of phase oscillator systems. *Chaos* 19, 023117, 2009. 24, 26, 72, 92
- [35] Wikipedia. Pitchfork bifurcation. http://en.wikipedia.org/wiki/Pitchfork_bifurcation.27

BIBLIOGRAFÍA

- [36] E. A. Martens, E. Barreto, S. H. Strogatz, E. Ott, P. So, and T. M. Antonsen. Exact results for the kuramoto model with a bimodal frequency distribution. *Phys. Rev. E*, 79:026204, Feb 2009. 27
- [37] Jorge Allende. Aceleración hormonal en la adquisición del canto en canarios juveniles (serinus canaria). *Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires*, 2009. 31, 33, 38, 40
- [38] Michale S. Fee Richard H. R. Hahnloser, Alexay A. Kozhevnikov. An ultra-sparse code underliesthe generation of neural sequences in a songbird. *Nature* 419, 65-70. doi:10.1038/nature00974, 2002. 31, 47, 49, 50, 97
- [39] Ana Amador. Efectos no-lineales en la generación de canto de aves. *Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires*, 2009. 32, 34
- [40] Jacobo Sitt. Biomimética vocal. *Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires*, 2009. 35
- [41] Rodrigo Laje. La física del canto de aves. *Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires*, 2005. 36, 37
- [42] N. H. Fletcher and A. Tarnopolsky. Acoustics of the avian vocal tract. *J. Acoust. Soc. Am. Volume 105, Issue 1, pp. 35-49*, 1999. 36
- [43] R. A. Suthers. Peripheral control and lateralization of birdsong. *Neurobiology* 33, 632– 652, 1998. 38
- [44] Matthew B. Dalva John E. Spiro and Richard Mooney. Long-range inhibition within the zebra finch song nucleus ra can coordinate the firing of multiple projection neurons. *J. Neurophysiol.* 81:3007–3020., 1999. 42, 44, 45, 102
- [45] Daniel Margoliash Albert C. Yu. Temporal hierarchical control of singing in birds. *Science* 27: Vol. 273 no. 5283 pp. 1871-1875, 1996. 43, 48
- [46] Katsunobu Yamamoto2 Nozomu Saito Hironobu Sakaguchi, Masao Asano2. Release of endogenous -aminobutyric acid from vocalization nucleus, the robust nucleus of the archistriatum of zebra finch in vitro. *Brain Research Volume 410, Issue 2, Pages 380–384*, 1987. 45

- [47] Gabriel B. Mindlin Henry D. I. Abarbanel, Leif Gibb3 and Sachin Talathi. Mapping neural architectures onto acoustic features of birdsong. *AJP - JN Physiol vol. 92 no. 1 96-110*, 2004. 46, 56
- [48] Michael A. Long and Michale S. Fee. Using temperature to analyse temporal dynamics in the songbird motor pathway. *Nature 456, 189-194*, 2008. 50, 51, 97
- [49] Marina Chistiakova Tagrid Yousef Maxim Volgushev, Trichur R Vidyasagar and Ulf T Eysel. Membrane properties and spike generation in rat visual cortical cells during reversible cooling. *The Journal of Physiology, 522, 59-76.*, 2000. 50
- [50] LM Masukawa SM Thompson and DA Prince. Temperature dependence of intrinsic membrane properties and synaptic potentials in hippocampal cal neurons in vitro. *The Journal of Neuroscience, 5(3): 817-824;*, 1985. 50
- [51] Nottebohm F. Gardner T., Naef F. *Science, Vol. 308. no. 5724, pp. 1046-1049*, 2005. 54
- [52] G. B. Mindlin and R. Gilmore. Topological analysis of chaotic time series data from the belousov zhabotinskii reaction. *Journal of Nonlinear Sciences, 1, 147-173*, 1991. 60
- [53] M. A. Natiello R. Gilmore G. B. Mindlin, H. G. Solari and X. J. Hou. 60, 69
- [54] H. Solari R. Gilmore G.B. Mindlin, X Hou and N.B. Tufillaro. Classification of strange attractors by integers. *Phys. Rev. letts. 64 n. 20*, 1990. 69, 106, 129
- [55] J. Alliende E. Arneodo, L. M. Alonso and G. B. Mindlin. The dynamical origin of physiological instructions used in birdsong production. *Pranama 70, 6, 1-9*, 2008. 70
- [56] Pietro-Luciano Buono Golubitsky M. S., Stewart I. and Collins J. J. Symmetry in locomotor central pattern generators and animal gaits. *Nature 410, 693-695*, 1999. 71, 92
- [57] F. Goller L. M. Alonso, J. A. Alliende and G. B. Mindlin. Low-dimensional dynamical model for the diversity of pressure patterns used in canary song. *Phys. Rev. E 79, 041929*, 2009. 71, 80, 82, 83, 92, 98, 101, 113

BIBLIOGRAFÍA

- [58] Childs L.M. and Strogatz S.H. Stability diagram for the forced kuramoto model. *Chaos* 18, 043128, 2008. 73, 83, 92, 100, 107
- [59] Gilmore R. and Lefranc M. The topology of chaos. *Wiley, Hoboken*, 2002. 83, 90
- [60] J. A. Alliende L. M. Alonso and G. B. Mindlin. Dynamical origin of complex mottor patterns. *European Journal of Physics D*. DOI: 10.1140/epjd/e2010-00225-2., 2010. 92, 119
- [61] E. N. Lorenz. Deterministic nonperiodic flow. *J. Atms. Sci.* 20: 130-141, 1963. 94
- [62] RICHARD H.R. HAHNLOSER MICHAEL S. FEE, ALEXAY A. KOZHEVNIKOV. Neural mechanisms of vocal sequence generation in the songbird. *Annals of the New York Academy of Sciences Volume 1016, Behavioral Neurobiology of Birdsong pages 153-170*, 2004. 97
- [63] Leandro M. Alonso and Gabriel B. Mindlin. Average dynamics of a driven set of globally coupled excitable units. *Chaos* 21, 023102. <http://dx.doi.org/10.1063/1.3574030> (5 pages), 2011. 101, 106
- [64] J. D. Cowan. H. R. Wilson. Excitatory and inhibitory interactions in localized populations of model neurons. *Biophysical Journal*. Vol 12., 1972. 101, 102, 116
- [65] Daniel R. Creveling Sallee R. Klein John C. Quinn, Paul H. Bryant and Henry D. I. Abarbanel. Parameter and state estimation of experimental chaotic systems using synchronization. *Phys. Rev. E* 80, 016201, 2009. 113, 115
- [66] Synchronization based parameter estimation from time series. U. parlitz and l. junde, l. kocarev. *Phys. Rev E*, 54, 1996. 113
- [67] JH. Holland. Genetic algorithms. *Scientific American*, 1992. 114
- [68] Mark Levi Vladimir Igorevich Arnold. Geometrical methods in the theory of ordinary differential equations. *Springer*, 1988. 117
- [69] Michale S. Fee. Richard H. R. Hahnloser, Alexay A. Kozhevnikov. An ultra-sparse code underliethe generation of neural sequences in a songbird. *Nature* 419, 65-70, 2002. 127, 131

Herramientas computacionales utilizadas

Este trabajo fue realizado utilizando software gratuito.

El sistema operativo elegido fue la distribución de Linux, UBUNTU.

Todos los programas utilizados para el análisis de datos y simulaciones fueron escritos por el autor en c++ y JAVA. Las IDEs utilizadas para el desarrollo de los fueron GEANY y ECLIPSE.

Este trabajo fue escrito en \LaTeX , con el GEDIT como editor.

Las figuras fueron realizadas con GNUPLOT y XFIG.

Mi agradecimiento a todas las personas que contribuyen al software libre.